

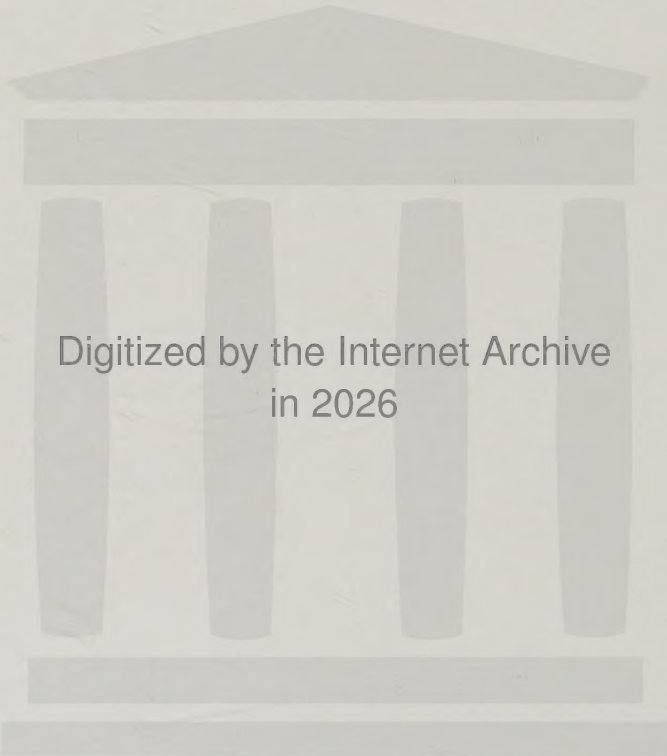
Aus dem Physiologischen Institut der Freien Universität
Berlin

**Der Einfluß von Reizfläche und Reizintensität
kurzer Lichtblitze auf die Reizantwort retinaler
Ganglienzellen der Katze**

Inauguraldissertation zur Erlangung
der medizinischen Doktorwürde am Fachbereich 1
der ehemaligen Medizinischen Fakultät
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Eberhard Schwanz
Celle

1976



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Aus dem Physiologischen Institut der Freien Universität
Berlin

**Der Einfluß von Reizfläche und Reizintensität
kurzer Lichtblitze auf die Reizantwort retinaler
Ganglienzellen der Katze**

Inauguraldissertation zur Erlangung
der medizinischen Doktorwürde am Fachbereich 1
der ehemaligen Medizinischen Fakultät
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Eberhard Schwanz
Celle

Referent: Prof. Dr. med. Otto-Joachim G r ü s s e r

Korreferent: Prof. Dr. med. J. Wollensack



Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Freien Universität Berlin

Promoviert am: 23.4.1976

I. Einleitung

II. Fragestellung

III. Methodik

Ergebnisse

- 1) phasische on-Zentrum-Neurone
- 2) tonische on-Zentrum-Neurone
- 3) phasische off-Zentrum-Neurone
- 4) tonische off-Zentrum-Neurone

Diskussion

Vergleich mit Ricco'schem Gesetz

Ein qualitatives Modell für phasische Reizantworten

Vergleich mit anderen Untersuchungen

Einfluß von Fläche und Intensität auf die Reizantwort retinaler Ganglienzellen der Katze nach kurzen Lichtblitzen.

Einführung

J. PURKINJE (1819, 1825) war einer der ersten Wissenschaftler, der sich ausführlich mit der Wahrnehmung von Nachbildern nach kurzen Lichtreizen befaßte. Er beschreibt die Periodizität von verschieden gefärbten und verschieden intensiven Nachbildphasen und stellt einige Hypothesen über die Entstehung derselben auf, wobei festzuhalten ist, daß PURKINJE den Entstehungsort der Nachbildphasen in die Netzhaut legt.

Im Verlauf des vergangenen und bis in die zwanziger Jahre dieses Jahrhunderts gelang es durch psychophysische Untersuchungen die zeitlichen Verhältnisse und die Art der sehr rasch aufeinanderfolgenden Nachbildphasen recht genau zu bestimmen. (McDougall 1904, Charpentier 1886, Bidwell 1894, Fröhlich 1921 u.a.)

Dies gelang sowohl mit der schon von PURKINJE beschriebenen Methode eines bewegten Lichtreizes (Bidwell 1894, Charpentier 1886, McDougall 1904, Fröhlich 1921) als auch an einer ruhenden Lichtquelle (Aubert 1858, Hamaker 1899, Bosscha 1894, M.H. Fischer 1923).

Über den Entstehungsort der Nachbildphasen gingen die Ansichten der Untersucher auseinander. Während z.B. Helmholtz (1896) dieselben auf zentrale Ermüdungs- und Aufmerksamkeitsschwankungen zurückführte, sah Hering (1905) den Entstehungsort in der Sehsubstanz, wo die

Nachbildphasen sich aufgrund von Anregung antagonistischer Stoffwechselvorgänge entwickeln sollten. Hering betonte die Unbeeinflussbarkeit der Nachbildphasen durch willkürliche Vorgänge, eine Auffassung, der sich bald die meisten Untersucher anschlossen. Insbesondere Fröhlich und seinen Mitarbeitern (1921, 1922, 1929) verdanken wir eine genaue Beschreibung der Nachbildphasen, die nach einem nicht mehr als 50 msec dauernden Lichtreiz mittlerer Helligkeit entstehen.

Nach einer intensitätsabhängigen Latenzzeit ("Empfindungszeit", Fröhlich 1922) tritt das primäre Bild auf, welches bei kurzen Lichtreizen (unter 50 msec) deutlich länger als der Lichtreiz dauert.

40 bis 60 msec nach Beginn des primären Bildes sieht man von diesem nicht oder nur durch ein kurzes Intervall getrennt das erste positive gleichgefärbte Nachbild (Heringssches Nachbild). Das erste positive Nachbild dauert bei weißem Lichtreiz 20 bis 50 msec.

An das Heringssche Nachbild schließt sich ein dunkles Intervall (erste negative Nachbildphase) an. Die Dauer dieses psychophysisch gemessenen Intervalls beträgt 65 bis 200 msec und wird mit zunehmender Lichtintensität kürzer.

Auf die erste negative Nachbildphase folgt nach 130 bis 300 msec das zweite, nach Purkinje benannte, komplementär gefärbte positive Nachbild mit einer Dauer von 60 bis 200 msec.

Einem erneuten Dunkelintervall folgt die dritte gleichgefärbte positive Nachbildphase, das Heßsche Nachbild, mit einer Dauer bis 5 sec (Bayer 1926, Fröhlich 1921).

Grüsser und Grützner (1958) wiesen nach, daß das neuro-

physiologische Korrelat der kurzen Nachbilder schon im Tractus opticus (Katze) abgeleitet werden kann. Nach einem kurzen Lichtreiz können bis zu 4 Aktivierungsphasen in der Antwort der retinalen Ganglienzelle registriert werden, abhängig von der Dauer und Intensität der Lichtreize, die in das ~~reze~~ptive Feld projiziert werden (Grüsser und Grüsser-Cornehls, 1962). Ähnliche Entladungsmuster können auch beobachtet werden, wenn ein Lichtbalken mit angemessener Geschwindigkeit durch das rezeptive Feld bewegt wird (Grüsser und Grüsser-Cornehls, 1973).

Intrazelluläre Ableitungen von einzelnen Photorezeptoren (Schildkrötenretina: Baylor und Fuortes 1970, Baylor et al. 1971) und von Horizontalzellen (Katzenretina: Grüsser 1957, 1960, Steinberg 1959, Steinberg und Schmidt 1970) zeigen, daß das Membranpotential dieser retinalen Neurone auf einen kurzen Lichtreiz mit einer Hyperpolarisation reagiert, die unter photopischen Reizbedingungen ein Maximum nach 20 - 40 msec erreicht und innerhalb von 200 bis 500 msec zum Ruhemembranpotential zurückkehrt. Frequente kleinamplitudige Oscillationen des Membranpotentials der Horizontalzellen können während der ersten 40 bis 100 msec der Reizantwort auftreten. Im weiteren Verlauf der Reizantwort konnten auf dieser Ebene keine weiteren Potentialschwankungen registriert werden, die mit dem Antwortmuster retinaler Ganglienzellen zu korrelieren waren. Bei der Antwort von Horizontalzellen nach kurzen Lichtreizen kann man eine schnelle und eine langsame Komponente (Grüsser 1960) unterscheiden, die einmal den Zapfen, zum anderen den Stäbchen zugeordnet werden kann (Steinberg 1969).

Intrazelluläre Reizantworten einzelner Bipolarzellen der Katzenretina wurden noch nicht gemessen. Extrazelluläre Ableitungen von der Bipolarzellschicht weisen darauf hin, daß diese Zellen auf einen kurzen Lichtreiz nicht mit länger anhaltenden Schwankungen des Membranpotentials antworten, jedoch können die Amakrinen-Zellen nach einem kurzen Lichtreiz mit einer Oszillation ihres Membranpotentials reagieren (Katzenretina: Foerster et al, 1972)

Bei den früheren Versuchen wurden diffuse Lichtreize gegeben, die immer das gesamte rezeptive Feld (excitatorisches Zentrum und inhibitorisches Umfeld) simultan reizten. Aus der Überlagerungshypothese ergab sich die Konsequenz, die Abhängigkeit der periodischen Nachaktivierungsphasen von der Reizfeldgröße zu untersuchen. Außerdem wurde systematisch die Reizintensität geändert, um den vorhandenen Intensitätseffekt gegen den Flächeneffekt abgrenzen zu können.

Den Experimenten lag die Vorstellung zugrunde, daß im rezeptiven Feldzentrum durch kleine Lichtpunkte zunächst vorwiegend excitatorische Prozesse, durch größere Lichtpunkte, welche die rezeptive Feldperipherie reizen, inhibitorische Prozesse verstärkt werden. Die Betrachtung gilt für die on-Zentrum-Neurone; für die off-Zentrum-Neurone gelten entsprechende Vorstellungen mit umgekehrten Vorzeichen.

Die Reizflächen- und Reizintensitätsschritte wurden so variiert, daß möglichst viele gleiche $A \times I$ Produkte entstanden.

Die Überprüfung des Ricco'schen Gesetzes ($A \times I = \text{const.}$) über einen großen Reizbereich war dadurch möglich.

Die Beziehung von psychophysischen und neurophysiologischen Ergebnissen über einen großen Reizintensitätsbereich sollte untersucht werden, da seit Fröhlich (1921) bekannt ist, daß das Auftreten der kurzen Nachbildphasen bei unterschiedlichen Reizintensitäten qualitativen und quantitativen Änderungen unterliegt.

Methodik

Präparation: 15 Katzen (2,5 - 4 kg Gewicht) wurden mit Pentobarbital (30 - 35 mg/kg intraperitoneal) betäubt. Einige Experimente wurden mit Encephalé isolé-katzen gemacht. Qualitative Unterschiede konnten gegenüber den Registrierungen der anderen Präparation nicht festgestellt werden. Nach Dilatation der Pupillen mit Atropin wurden Kontaktlinsen mit künstlichen Pupillen 1,5 x 5 mm eingesetzt. Der Refraktionszustand konnte mit Hilfe eines Skiaskops bestimmt werden. Zur Fokussierung auf einem etwa 90 cm vor dem Auge der Katze befindlichen Schirm wurden Linsen vor den Augen befestigt. Die Katze wurde mit entsprechenden Glaslinsen auf einen 90 cm vor der Katze befindlichen durchscheinenden Schirm fokussiert.

Während der Experimente lief eine kontinuierliche Infusion von Gallamin (30 mg/kg/Stunde in 5%iger Glucose-Ringerlösung) mit Zusatz von Pentobarbital 3-5 mg/kg/Stunde, um Augenbewegungen zu unterdrücken und die Katze in leichter Narkose zu halten.

Die tracheotomierten Tiere wurden mit einem Harvard-Respirator (18-20 Atemzüge/min bei einem Atemzugsvolumen von 40 - 60 ccm) künstlich beatmet. Die Atmung wurde in regelmässigen Abständen über eine arterielle Blutgasanalyse überprüft. Die Körpertemperatur wurde zwischen 37,5 und 38° Celcius gehalten. Auf Monitoren konnte das occipitale Electrocorticogramm, das Electrocardiogramm und der Blutdruck ständig beobachtet werden.

Registrierung

Der Kopf des Tieres wurde mit einem stereotaktischen Kopfhalter fixiert (Wells, South Pasadena). Nach Öffnung der Schädelkalotte im Bereich der Parieto-Temporalregion wurden Wolfram-Mikroelektroden (Durchmesser der Spitze unter 1 mm, HUBEL, 1957) stereotaktisch in den Tractus opticus eingeführt. Aktionspotentiale einzelner markhaltiger Nervenfasern liefen über einen Tektronix 122-Vorverstärker und konnten dann auf einem 565 Tektronix-Oscilloscop betrachtet werden. Zur weiteren Auswertung wurden die Aktionspotentiale zusammen mit den Lichtreizen auf einem ampex-Magnetband-Gerät gespeichert.

Reizung

Die Lichtreize wurden auf den durchscheinenden Schirm vor dem Tier projiziert. Als Lichtquelle für "weißes Licht" dienten zwei Wolfram-Jodid-Lampen (12 V, 15 A Gleichspannung).

Zwei optische Systeme wurden benutzt, das eine zur Hintergrundbeleuchtung, das andere für die Lichtreize. Kurze Rechteckreize konnten mit Hilfe eines elektromagnetischen Verschlusses, der im Brennpunkt des Lichtstrahls stand, erzeugt werden. Eine Photozelle diente als Monitor für den Zeitablauf des Lichtreizes. In nahezu allen Experimenten lag die Lichtreizdauer bei 20 msec. Bei einigen vorbereitenden Experimenten lag sie zwischen 10 und 25 msec. Eine Änderung der Lichtreizdauer in diesem Bereich hatte keinen Effekt auf die neuronale Aktivierung (LEVICK und ZACKS, 1970; GRÜSSER und KAPP, 1958). Die Zeitkonstanten für Anstieg und Abklingen lagen unter 2 msec, so daß die Lichtreize praktisch als Rechteckreize betrachtet werden konnten. Der Lichtreizdurchmesser konnte durch eine direkt hinter dem elektromagnetischen Verschluß angebrachte Blende variiert werden.

Nach einigen vorbereitenden Experimenten wurde der Reizpunktdurchmesser in 10 Schritten zwischen 0,18 und 11,3° geändert. Jede festgelegte Durchmesseränderung bedeutete eine Flächenvergrößerung um den Faktor von $\log 0,4$. Die maximale Lichtintensität betrug 360 cd/m^2 . Diese Intensität wurde gewöhnlich in $\log 0,4$ Schritten bis zur Reizschwelle der untersuchten Ganglienzelle verringert. Für die meisten Neurone lag die maximale Reizintensität (360 cd/m^2) bei der bestehenden Dunkeladaption ungefähr 2,5 - 3,5 log-Einheiten oberhalb der Reizschwelle. Bei Verwendung der oben angegebenen Flächen und Intensitäten waren im allgemeinen 50 verschiedene Kombinationen möglich. Da Intensitäts- und Flächenänderungen dem Änderungsfaktor 2,5 folgten, konnten gewöhnlich 5 - 6 Kombinationen mit

einem konstanten $A \times I$ -Produkt geprüft werden. Jede Flächenintensitätskombination erschien 25 - 30 mal auf dem Schirm vor dem Versuchstier. Um den Effekt wiederholter Reizung möglichst klein zu halten, folgte erst nach 2 Sekunden der nächste Reiz. Bei einigen Experimenten wurden die Lichtreize in zufälliger Folge (oder mit den größten Punktbeginnen) gegeben, um sicherzustellen, daß die Reihenfolge der Reize keinen Einfluß auf die Reizantworten hatte. Dies war nicht der Fall. Bei fast allen Untersuchungen gab es eine schwache diffuse Hintergrundbeleuchtung von 0,3 bis 1,5 cd/m^2 . Einige wenige Experimente fanden ohne Hintergrundbeleuchtung statt. Ort und Feldzentrumgröße der rezeptiven Felder wurden auf dem Schirm mit kleinen Reizpunkten bestimmt.

Auswertung

Die weitere Auswertung der auf Band gespeicherten Daten geschah mit einem Digital-Computer (LINC-8), dessen Programme von Frau Jutta Vierkant-Glathe und Dr. Ulf Eysel geschrieben waren. Die Inspektion einer einzelnen Reizantwort zeigte deutlich Excitations- und Inhibitionsphasen. Die Bestimmung des zeitlichen Ablaufs dieser Excitations- und Inhibitionsphasen ist mit verschiedenen Problemen verknüpft. Ein Problem stellten die zufälligen Schwankungen zwischen einzelnen Antworten dar (LEVICK und ZACKS, 1970). So ergab es sich, daß selbst bei sehr geringen bin-Weiten im RV-Histogramm Inhibitionsphasen verdeckt werden konnten, die deutlich bei Einzelantworten zu sehen waren. Wenn mit kleinen Flächen und Intensitätsschritten vorgegangen wird, kann das unterschiedlich zeitliche Auftreten

einzelner Entladungsgipfel beobachtet werden. Sehr oft konnte man feststellen, daß das zeitliche Auftreten eines Entladungsgipfels bei reduzierter Reizintensität sich nicht änderte, während der folgende Entladungsgipfel sich dem ersten immer weiter näherte, bis er mit dem ersten zu einem einzigen verschmolzen war. Im Verlauf des unterschiedlichen zeitlichen Auftretens geschah es häufig, daß keine Inhibitionsphasen (Entladungsrate unter der spontanen Entladungsrate), aber deutliche Aktivitätsverringerungen zwischen den sich verschmelzenden Entladungsgipfeln lagen.

Aus diesem Grund war es oft nicht möglich, die Dauer einzelner Entladungsgipfel zu bestimmen.

Um subjektive Einflüsse möglichst gering zu halten, wurde die folgende Strategie für die Auswertung angewendet:

- 1.) PST-Histogramme wurden gewöhnlich in 10 msec-bins dargestellt (s.Abb.1). 10 msec erschien als der beste Kompromiß zwischen der Notwendigkeit, einzelne Entladungsgipfel deutlich zu machen und zufällige Schwankungen in Zeit und Amplitude gering zu halten.
- 2.) Alle PST-Histogramme einer Einheit wurden zusammen dargestellt (s.Abb.2), was eine leichte Bestimmung und Vergleich der verschiedenen Entladungsgipfel erlaubte.
- 3.) Vertikale Grenzen, die mit der Hand entlang der x-Achse auf dem Computerdisplay bewegt werden konnten, wurden vor und nach einem Entladungs-

gipfel eingestellt. Ein Computer-Programm bestimmte den x-(Zeit) und y-(Amplitude) Wert des Gipfels. Im Fall zwei gleicher y-Werte wurde der erste angegeben. Diese Auswertung erlaubte die Bestimmung der maximalen Entladungsrate und die Bestimmung des zeitlichen Auftretens der einzelnen Entladungsgipfel in bezug auf den Reizbeginn. Der Antwortbeginn wurde angenommen, wenn die Entladungsrate deutlich oberhalb der spontanen Entladungsrate lag.

Außerdem wurden durchschnittliche Entladungsraten in willkürlich gewählten Zeitintervallen von 100 msec bestimmt.

Im folgenden werden Latenzzeiten, maximale und durchschnittliche Entladungsraten graphisch in dreidimensionaler Weise dargestellt. Hierdurch kann neben der Bestimmung des Einflusses von Fläche und Intensität festgestellt werden, ob für die hier gemessenen neuronalen Parameter die $A \text{ (Fläche)} \times I \text{ (Intensität)} = \text{const.}$ - Hypothese zutrifft.

Neuronale Parameter, die durch Reizkombination des gleichen $A \times I$ Produktes entstanden sind, lassen sich durch eine Gerade verbinden, die mit der x-Achse (bedingt durch die Art der graphischen Darstellung) einen Winkel $\alpha = 67,5^\circ$ bilden. Ist dieser Winkel größer sind Intensitätsschritte effektiver als gleichgroße Flächenschritte.

Ergebnisse - On-Zentrum-Neurone

Nach Reizung von on-Zentrum-Neuronen mit Reizpunkten verschiedener Intensität und Fläche ergab sich, daß einige Neurone nur schwache Inhibitions- und Excitationsphasen hatten, gleichgültig welche Flächenintensitätskombination als Stimulus diente, während andere mehrere deutlich unterscheidbare Entladungsgipfel zeigten.

Hier wird nochmals deutlich, daß es zwei Typen von on-Zentrum-Neuronen der Katzenretina gibt. Es handelt sich um die bei ENROTH-CUGELL und ROBSON (1966) beschriebenen x-Neurone "sustained cells" und y-Neurone "transient cells". Es sei jedoch hinzugefügt, daß beim Vergleich aller abgeleiteten Neurone ein weites Spektrum an Antworten zwischen rein phasischen (y) und tonischen (x) Reaktionstypen auffällt, d.h. zwei deutlich trennbare Zellpopulationen sind nicht vorhanden. Weiterhin ist bekannt, daß der Antworttyp durch die Narkosetiefe beeinflußt wird (FORSTER und GRÜSSER, 1969; CREUTZFELD und SCHMIDT, 1968). Daher können andere Narkosetiefen zu unterschiedlichen Verhältnissen von x- zu y-Neuronen führen.

In den folgenden Ausführungen werden hauptsächlich Neurone beschrieben, die charakteristische Vertreter der Antworttypen darstellen, und da das Hauptinteresse den früheren Nachbilakorrelaten galt, wurden die meisten Untersuchungen an phasischen Neuronen durchgeführt. Die folgenden Ergebnisse basieren

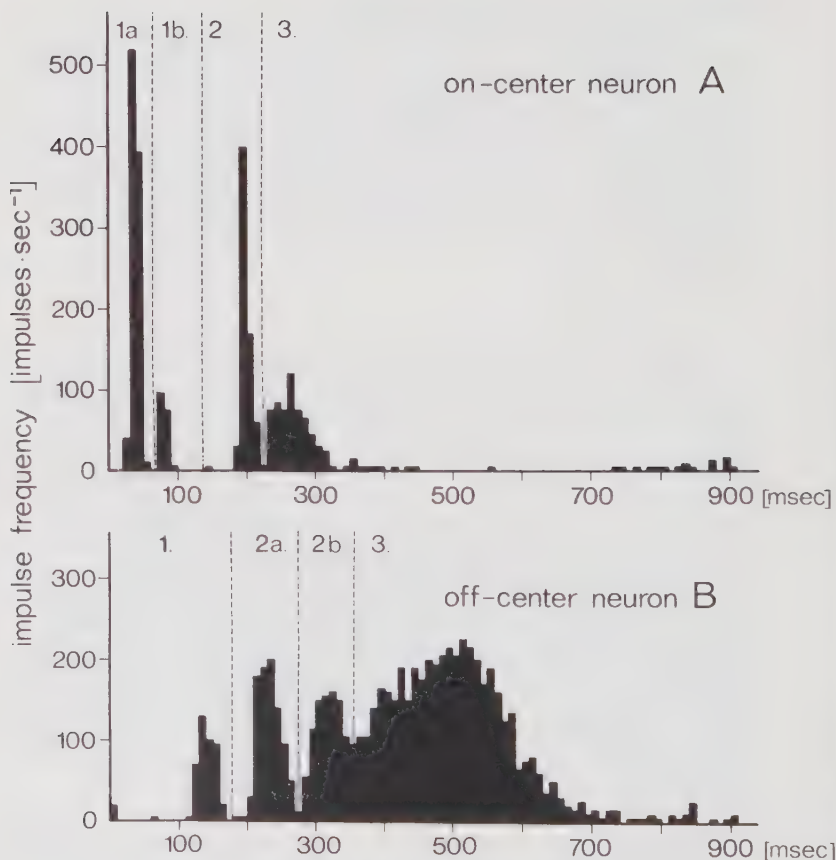


Abb. 1

RSZ-Histogramme eines on-Zentrum-Neurons (A) und eines off-Zentrum-Neurons (B) nach einem Lichtreiz von 20 msec. Die physischen Antworten zeigen die unterschiedlichen Aktivitätsgipfel, die bei Lichtreizen mittlerer A (Fläche) und I (Intensität) Werte auftreten. Innerhalb der verschiebbaren gestrichelten Linien konnte über ein Computerprogramm Berechnungen vorgenommen werden.

auf Registrierungen von 37 on-Zentrum-Neuronen, bei denen mindestens 20 Flächenintensitätskombinationen verwendet wurden.

Phasische on-Zentrum-Neurone

Abbildung 2 zeigt ein typisches Beispiel eines phasischen on-Zentrum-Neurons nach Reizung mit verschiedenen Flächenintensitätskombinationen. Die PST-Histogramme geben nach rechts die Antworten auf größere Reizflächen und aufwärts auf steigende Intensitäten wieder. Flächenintensitätskombinationen, deren Produkt konstant bleibt ($A \times I = \text{const.}$) sind entlang Diagonalen angeordnet, die von links oben nach rechts unten führen. Man kann erkennen, daß nicht alle Flächenintensitätskombinationen mehrere gut unterscheidbare Aktivitätsgipfel zeigen. In bezug auf die Aktivitätsgipfel sind bei allen on-Zentrum-Neuronen drei unterscheidbare Bereiche zu erkennen:

- 1.) Ein Bereich geringer Intensität und kleiner Reizfläche, in dem eine mehr oder weniger starke primäre Aktivierung registriert wird. In diesem Bereich wird die Schwelle für das Auftreten von weiteren Aktivitätsgipfeln nicht erreicht.
- 2.) Ein Bereich mittlerer $A \times I$ - Werte, in dem mehrere Aktivitätsgipfel auftreten.
- 3.) Ein Bereich hoher Intensität, in dem einer kurzen primären Erregung eine kurze Hemmphase folgt und danach eine ziemlich lang anhaltende (700 - 800 msec) Erregung auftritt, deren maximale Entla-

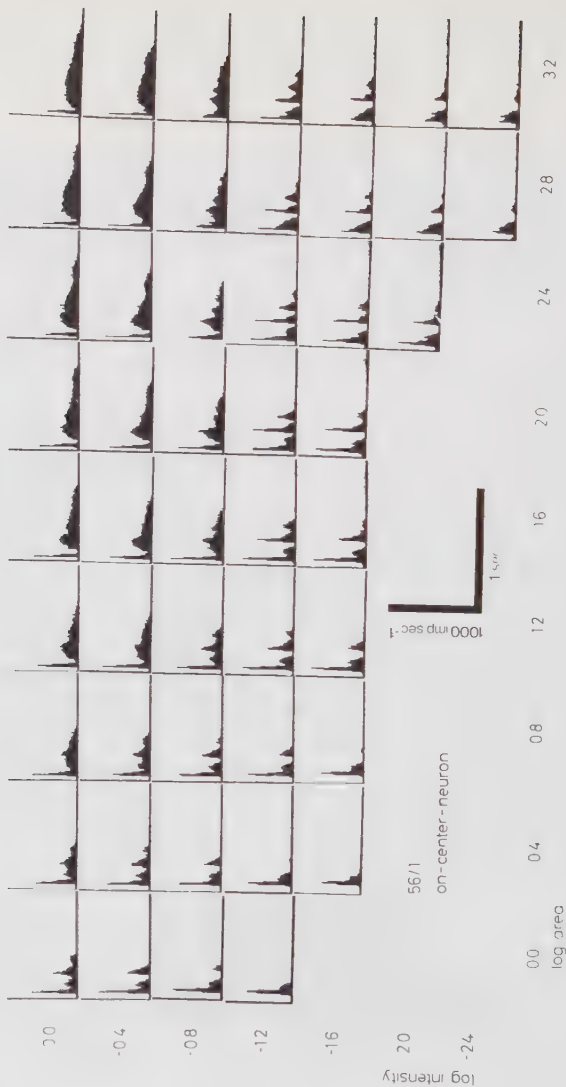


Abb. 2

PST-Histogramme nach Lichtreizen von 20 msec. Unterschiedliche Reizfläche (A) x Reizintensität (I) Kombinationen bei einem phasischen on-Zentrum-Neuron. Die Reizantworten auf gleichen axi Werten liegen an Diagonalen, die von links oben nach rechts unten führen. Nur mittlere A x I Werte rufen Reizantworten mit mehreren Aktivitätsgipfeln hervor. Höchste Reizintensität 360 cd/m² (bei allen Versuchen). Die Reizfläche wurde schrittweise von 0,13 - 7,2° verändert.

dungsrate immer unterhalb des primären Exci-
tationsmaximums bleibt.

Dieses Antwortmuster zeigt wahrscheinlich einen
Sättigungszustand des Systems an.

Abbildung 1A zeigt ein PST-Histogramm des mittleren
Bereichs in Einzelheiten. Nach einer Latenz tritt
ein Gipfel hoher Entladungsrate von kurzer Dauer auf,
der im weiteren Verlauf 1a-Gipfel genannt wird. Da-
nach kommt eine kurze, aber oft unvollständige Inhi-
bitionsphase, d.h. die Trennung zwischen 1a-Gipfel
und dem nächsten Gipfel ist nicht immer eindeutig.
Der ersten Inhibitionsphase folgt ein kurzer Ent-
ladungsgipfel (30 - 70 msec), dessen Amplitude im-
mer unterhalb der des 1a-Gipfels liegt. Dieser Gipfel
wird im folgenden als 1b-Gipfel bezeichnet. Nach dem
1b-Gipfel tritt eine zweite Inhibitionsphase auf, die
im allgemeinen länger (30 - 100 msec) dauert und aus-
geprägter als die erste Inhibitionsphase ist. Der
zweiten Inhibitionsphase folgt der sogenannte 2. Gipfel.
Die maximale Entladungsrate des 2. Gipfels ist für
verschiedene Neurone sehr unterschiedlich. In Abbildung 2
erreicht die höchste Entladungsrate Werte, die an die
des 1a-Gipfels heranreichen. Normalerweise war sie je-
doch nicht so hoch und manchmal lag die maximale Akti-
vierung unter der des 1b-Gipfels.

Der 2. und 3. Gipfel werden durch die 3. Hemmperiode
getrennt, deren Dauer erheblich variiert und die oft
nicht so ausgeprägt ist, daß die Aktivierungsperioden
eindeutig voneinander getrennt werden können.

Der 3. Gipfel ist immer geringer ausgeprägt als der 2. und sehr oft geht die Entladungsrate langsam zurück auf die Spontanentladungsrate. Bei einigen Neuronen trat nach den bisher beschriebenen Aktivierungsphasen ein weiterer Gipfel auf, dessen Erscheinen jedoch zu selten und unregelmässig war, so daß keine weiteren Untersuchungen an diesem Gipfel gemacht wurden.

Der Einfluß von Fläche und Intensität auf die folgenden Parameter wurde genauer untersucht:

1. Latenz:
 1. Gesamtantwort
 2. 1a-Gipfel
 3. 1b-Gipfel
 4. 2. Gipfel
 5. 3. Gipfel
2. Maximale Entladungsrate:
 1. 1a-Gipfel
 2. 1b-Gipfel
 3. 2. Gipfel
 4. 3. Gipfel
3. Die durchschnittliche Entladungsrate für folgende Zeitabschnitte:
 1. 0 - 100 msec nach Reizbeginn
 2. 100 - 200 msec nach Reizbeginn
 3. 200 - 300 msec nach Reizbeginn
 4. 300 - 400 msec nach Reizbeginn

1.1. Es ist von Rechteckreizungen her bekannt (HARTLINE 1940, GRANIT 1947), daß Erhöhung der Reizintensität und der Reizfläche zu einer kürzeren Latenz führen. (Wie man aus Abb. 3 ersehen kann). Das Gleiche gilt für die Reizung mit kurzen Lichtblitzen. Im allgemeinen gab es keine Unterschiede im Vergleich zur Rechteckreizung. Ähnliche Beobachtungen wurden von LEVICK und ZACKS (1970) gemacht.

1.2 Flächenintensitätseinfluß auf die Latenz des 1a-Gipfels.

Abb. 3A zeigt den Einfluß von Fläche und Intensität auf die Latenz des 1a-Gipfels. Mit ansteigender Reizintensität und -fläche ist eine deutliche Verringerung der Latenz zu erkennen. Im Vergleich des Einflusses von Reizfläche und Reizintensität erhebt sich die Frage, ob ein gleicher Anstieg in der Fläche oder der Intensität zu einer gleichen Abnahme der Latenz führt. Oder, um die Frage etwas anders zu stellen: Ergeben sich gleiche Latenzen bei $A \times I = \text{const.}$? Dies ist hier der Fall.

1.3 Flächenintensitätseinfluß auf die Latenz des 1b-Gipfels.

Die 1a- und 1b-Gipfel sind durch eine Inhibitionsphase getrennt, die zeitlich mit dem Charpentier-Intervall (GRÜSSER und GROSSER-CORNEHLS, 1962) korreliert ist.

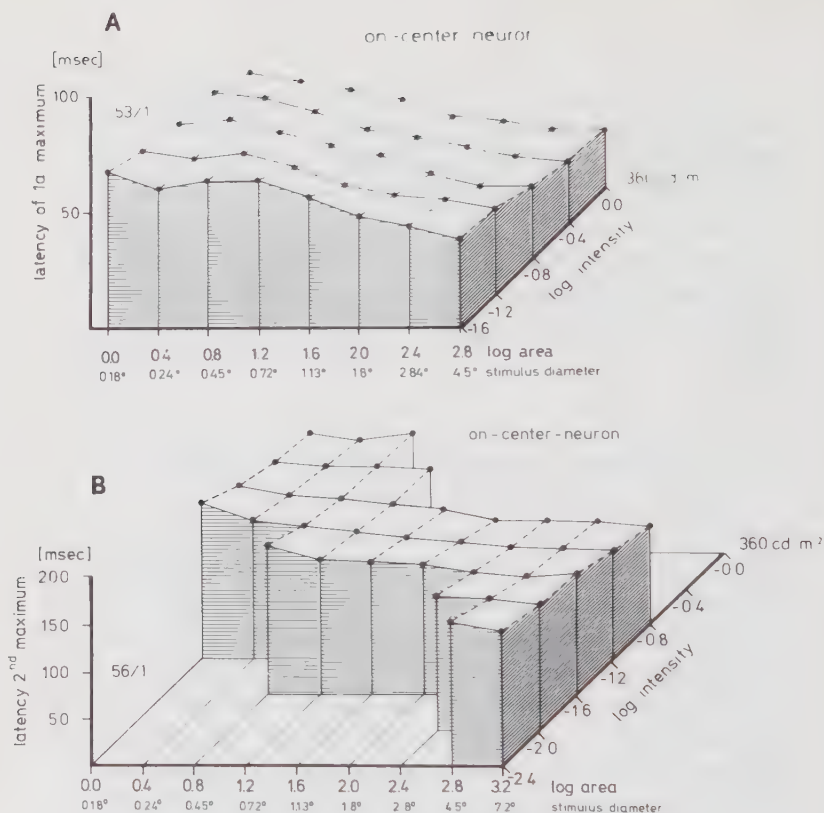


Abb. 3

Phasisches on-Zentrum-Neuron. Abhängigkeit der Latenz der Aktivitätsgipfel 1a und 2 von Reizfläche und -intensität. Gleiche Flächen sind durch gestrichelte, gleiche Intensitäten durch durchgezogene Linien verbunden (gilt für alle dreidimensionalen Abb.) Anstieg von Intensität und Fläche führen zu einem gleichmäßigen Abfall der latenz. Bin-Weite für 3A 2 msec und 3B 5 msec.

1.4 Flächenintensitätseinfluß auf die Latenz des 2. Gipfels.

In Abb. 3B sieht man, wie der Anstieg von Reizfläche und Reizintensität zu einer regelmässigen Verringerung der Latenz des 2. Gipfels führen. Diese Verringerung war sehr deutlich für die meisten Neurone. Die relative Beziehung der Latenz des 2. Gipfels zur Latenz des 1a- und 1b-Gipfels wird später beschrieben. Auch bei dieser Latenzbestimmung war die $A \times I = \text{const.}$ Hypothese im allgemeinen gültig.

1.5 Flächenintensitätseinfluß auf die Latenz des 3. Gipfels.

Wie weiter oben angegeben, trat der 3. Gipfel nicht bei allen Neuronen auf und wenn doch, so nur bei einer begrenzten Anzahl von Flächenintensitätskombinationen. Deshalb kann an dieser Stelle nur festgestellt werden, daß eine Verringerung von Reizfläche und Reizintensität zu einer Verringerung der Latenz des 3. Gipfels führt.

Die bisher beschriebenen Ergebnisse zeigen, daß der Vergrößerung von Reizfläche und -intensität zu einer Verringerung der Latenz des 1a, 2. und 3. Gipfels führt, während die Latenz des 1b-Gipfels sich nicht ändert. Sehr wenig ist jedoch bisher gesagt worden über die zeitlichen Beziehungen dieser Gipfel untereinander.

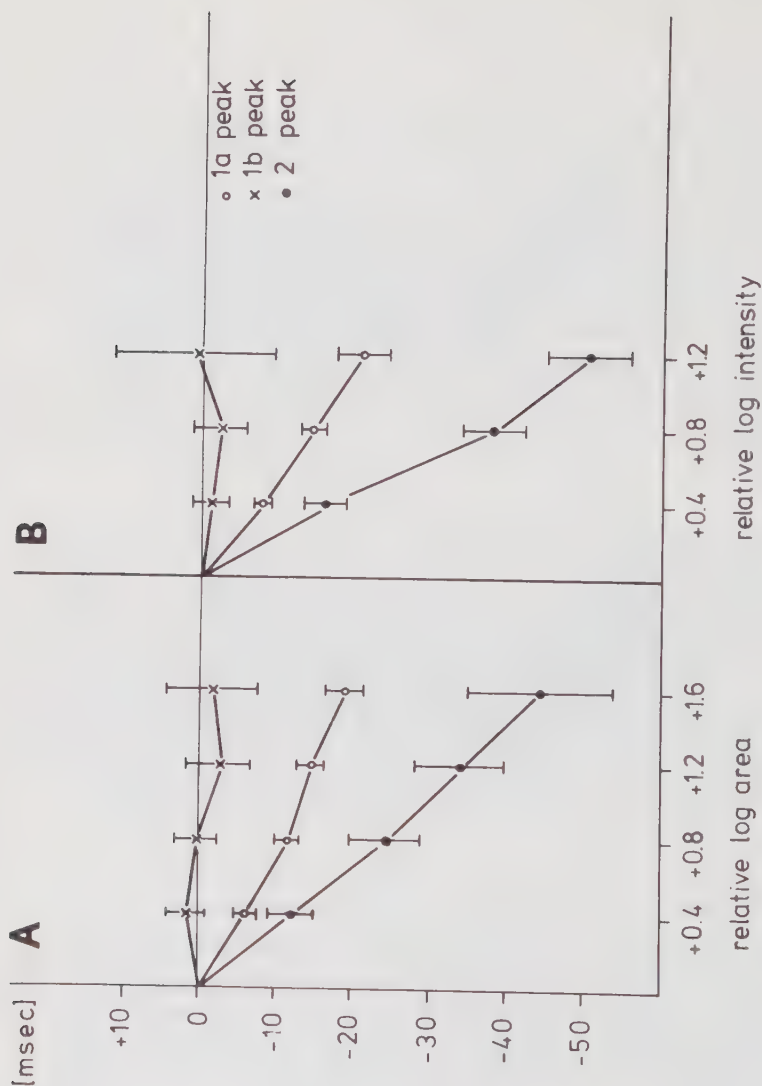


Abb. 4.

Einfluß von Reizfläche (A) und Reizintensität (B) auf die relativen Latenzen der Aktivitätsgipfel 1a, 1b und 2 von 10 phasischen on-Zentrum-Neuronen. Weder Fläche noch Intensität haben nennenswerten Einfluß auf die Latenz des Gipfels 1b. Die Latenz des Gipfels 2 wird bei steigender Intensität und Fläche erheblich kürzer als die von Gipfel 1a. Senkrechte Linien: Standardabweichung der Durchschnittswerte.

Zur Bestimmung der relativen Beziehungen von Latenzen dieser Gipfel in bezug auf den Einfluß der Fläche wurden für eine gegebene Intensität alle PST-Histogramme ausgewählt, die deutliche 1a-, 1b- und 2. Gipfel zeigten. (Der 3. Gipfel wurde nicht berücksichtigt, da der Flächenintensitätsbereich für das Auftreten dieses Gipfels zu klein war; s.o.). Dann wurde vom 1a-Gipfel die Latenzdifferenz zwischen dem kleinsten und den darauffolgenden größeren Reizpunkten bestimmt. Ähnliche Latenzdifferenzen wurden für den 1b- und 2. Gipfel bestimmt. Abb. 4A zeigt die gemittelten Latenzdifferenzen für 10 Neurone aufgezeichnet gegen die relative Fläche in log-Einheiten. Zur Bestimmung des Intensitätseinflusses wurden für einen bestimmten Punkt die Latenzdifferenzen bestimmt und gegen die relative Intensität der log-Einheiten aufgetragen, was in Abb. 4B zu sehen ist.

Abb. 4 macht einige interessante Aspekte deutlich: Man kann erkennen, daß eine Vergrößerung der Reizfläche um 0,4 log-Einheiten für den 1a-Gipfel eine Verringerung der Latenz um etwa 5 msec bedeutet. Für die Latenz des 1b-Gipfels tritt keine wesentliche Änderung mit steigender Reizfläche ein. Es wird also die zeitliche Differenz zwischen dem 1a- und 1b-Gipfel mit wachsender Reizfläche größer. Für den 2. Gipfel führt ein Anstieg der Reizfläche um 0,4 log-Einheiten zu einer Latenzverringerung von etwa 12 msec., im Vergleich zur Verringerung der Latenz des 1a-Gipfels eine $2 \frac{1}{2}$ x stärkere Verringerung. In anderen Worten, der 2. Gipfel nähert sich dem 1. Gipfel mit wachsender Reizfläche.

Da sich der 1b-Gipfel in seinem zeitlichen Auftreten mit wachsender Reizfläche nicht ändert, nähern sich 1b und 2. Gipfel noch stärker als 1a und 2. Gipfel.

Eine ähnliche Tendenz zeigt sich für die Erhöhung der Intensität. Das zeitliche Auftreten des 1b-Gipfels bleibt gleich. Der 2. Gipfel zeigt stärkere Latenzänderungen als der 1a-Gipfel. Bei weiterer Vergrößerung dieser Reizparameter würde man zu Kombinationen großer Fläche und hoher Intensität kommen: Der 1b-Gipfel und der 2. Gipfel gehen schließlich ineinander auf, und dieser neue Gipfel wird durch eine deutliche Inhibitionsphase gegenüber dem 1a-Gipfel abgegrenzt. Dies ist auch tatsächlich der Fall (s. Abb. 2). Beim Vergleich der Abb. 4A und B kann man erkennen, daß ein Anstieg der Reizintensität einen stärkeren Einfluß auf die Verringerung der Latenz des Gipfels 1a hat als die Vergrößerung der Reizfläche. Dieser Unterschied ist signifikant (Vergleich ohne die Werte für die 1,6-log-Fläche). Das gleiche gilt für den 2. Gipfel. Auch hier ist die Differenz signifikant. Das bedeutet, eine Erhöhung der Reizintensität ist etwas wirksamer als eine Vergrößerung der Reizfläche.

2. Neben dem Einfluß der Reizfläche und Intensität auf die Latenz der unterschiedlichen Gipfel bestand ein Interesse an der Untersuchung der Amplitude der Gipfel. Deshalb wurde die maximale Entladungsrate

dieser Gipfel errechnet und in dreidimensionaler Weise gegen Reizfläche und Intensität wie bei den Latenzen aufgezeichnet.

2.1 Einfluß von Fläche und Intensität auf die maximale Entladungsrate des 1a-Gipfels.

In Abb. 5A verbinden durchgezogene Linien bei einer gegebenen Reizintensität Punkte mit wachsendem Durchmesser. Bei allen Reizintensitäten ergibt sich zuerst ein Anstieg der Entladungsrate. Wenn der Punktdurchmesser mehr als das rezeptive Feldzentrum bedeckt, sinkt die Entladungsrate. Für höhere Reizintensitäten wird dieser Umkehrpunkt bei kleineren Punktdurchmessern erreicht.

Die unterbrochenen Linien in Abb. 5A verbinden Punkte steigender Intensität bei einer bestimmten Reizpunktgröße. Bei kleinen Punkten erkennt man einen Anstieg der Entladungsrate, für größere Punkte macht sich eine Sättigung oder sogar ein Abfall in der Entladungsrate für höhere Intensitäten bemerkbar.

Punkte mit gleichen $A \times I$ - Werten liegen auf Diagonalen, die von links oben nach rechts unten führen. Falls $A \times I = \text{const.}$ zu den gleichen Antworten führt, sollte der von diesen Diagonalen gebildete Winkel $67,5^\circ$ betragen. Für niedrige $A \times I$ - Produkte ist dies tatsächlich der Fall, aber für größere $A \times I$ -Produkte steigt der Winkel Alpha an, d.h. eine Erhöhung der Reizintensität ist wirkungsvoller im Bezug auf eine höhere Entladungsrate als eine Vergrößerung der Reizfläche. Gewöhnlich

wurde eine Vergrößerung des Winkels Alpha beobachtet, wenn Reizflächen mehr als das rezeptive Feldzentrum bedeckten. D.h., für Reizflächen größer als das rezeptive Feldzentrum ist $A \times I = \text{konstant}$.

2.2 Die maximale Entladungsrate des 1b-Gipfels .
Änderungen der maximalen Entladungsrate des 1b-Gipfels bedingt durch Flächenintensitätsänderungen waren vergleichsweise sehr gering, gleichgültig, ob Reizintensität oder Reizfläche geändert wurden. Nur in einigen Fällen konnte nach einem Entladungsanstieg eine Entladungsverringerung beobachtet werden, aber diese Änderungen waren niemals so deutlich wie bei den 1a- und 2.Gipfeln. Die maximale Entladungsrate des 1b-Gipfels scheint ziemlich unabhängig von Flächen- und Intensitätsänderungen zu sein.

2.3 Die maximale Entladungsrate des 2. Gipfels.
Abb. 5B zeigt den Einfluß von Reizfläche und Intensität auf den 2. Gipfel. Wie weiter oben beschrieben, tritt der 2. Gipfel nur in einem bestimmten Bereich von $A \times I$ -Werten auf. In diesem Bereich sind die Änderungen im Vergleich mit dem 1a-Gipfel ähnlich und oft sogar noch deutlicher. Eine Vergrößerung des Reizdurchmesser führt zu einem Anstieg der Entladungsrate bis zu einem bestimmten Punkt, danach zu einem Abfall. Ebenso wie beim 1a-Gipfel verschiebt sich der Wendepunkt bei hohen Reizintensitäten in Richtung kleinerer Reizpunktdurchmesser.

Eine Verstärkung der Reizintensität führt zu einer vergleichbaren Änderung: Zuerst ein Anstieg der Entladungsrates, danach ab einer bestimmten Reizintensität ein Abfall. Dieser Wendepunkt wird durch die Fläche bestimmt: Bei größeren Reizflächen tritt er bei geringeren Reizintensitäten auf (in Abb. 5B ist dieser Aspekt nicht so gut zu zeigen; siehe auch dazu Abb. 2).

Nicht alle Punkte konnten $A \times I = \text{const.}$ - Geraden angepaßt werden, aber bei denjenigen, wo es möglich war, bestand die gleiche und oftmals eindeutige Tendenz als für den 1a-Gipfel. Der Winkel Alpha wird mit wachsender Reizfläche größer. Dies bedeutet wiederum, daß Änderungen der Reizintensität wirkungsvoller sind als Änderungen der Reizfläche.

2.4 Die maximale Entladungsrate des 3. Gipfels.
Der 3. Gipfel trat nur, wie schon vorher erwähnt, bei wenigen Neuronen und nur in einem sehr begrenzten Bereich von $A \times I$ - Kombination auf. In Fällen, wo der 3. Gipfel über mehrere log-Schritte verfolgt werden konnte, war die Tendenz eindeutig; Die maximale Entladungsrate stieg mit wachsender Reizintensität und Fläche.

3.0 Der Einfluß von Reizfläche und Intensität auf die durchschnittliche Entladungsrate in bestimmten Zeitintervallen.

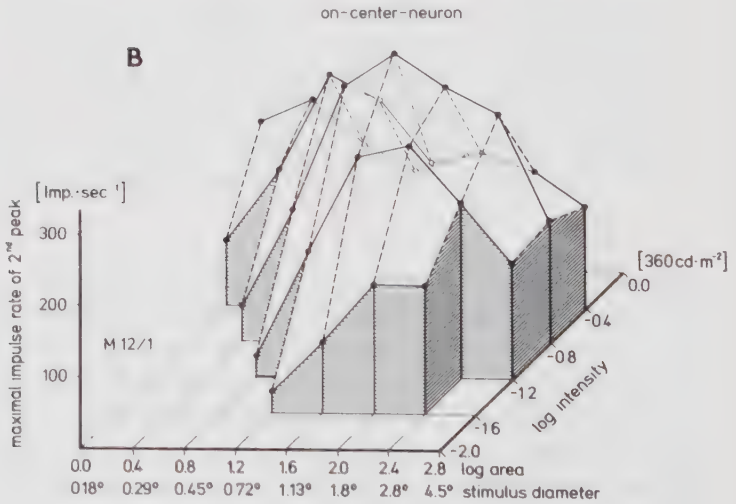
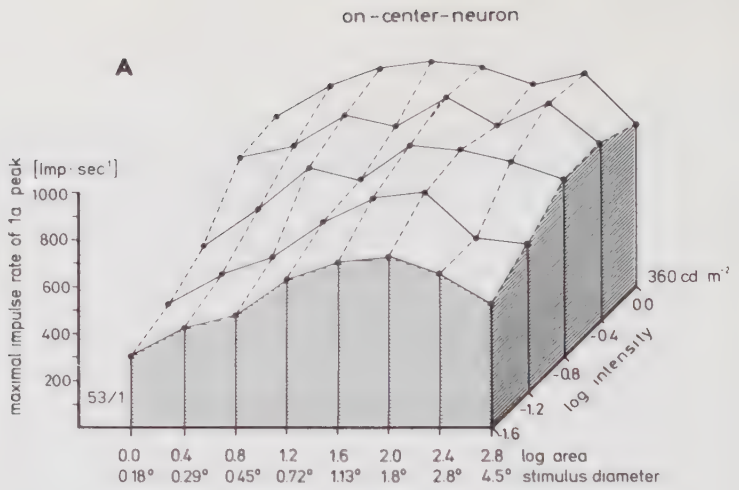


Abb. 5

Phasisches on-Zentrum-Neuron. Abhängigkeit der maximalen Entladungsrate der Gipfel 1a (A) und 2 (B) von Reizfläche und -intensität.

Außer der maximalen Entladungsrate und Latenz der Gipfel kann die Dauer und die durchschnittliche Entladungsrate dieser Aktivierungsphasen von Interesse sein, um die neuronalen Reaktionen nach einem kurzen Lichtblitz zu beschreiben. Aus Gründen, die im Kapitel Methodik erläutert wurden, war die Bestimmung der mittleren Entladungsrate der einzelnen Gipfel schlecht durchzuführen. Ein Hauptinteresse dieser Untersuchung lag in der Prüfung der $A \times I = \text{const.}$ Hypothese.

Zur Überprüfung der Hypothese von $A \times I = \text{const.}$ sollte die durchschnittliche Entladungsrate in willkürlich gewählten Zeitintervallen nach Reizbeginn eine zusätzliche Information geben. Deshalb wurde die durchschnittliche Entladungsrate in den ersten 5 100-msec-Perioden nach Reizbeginn bestimmt. In Abb.6 ist die mittlere Entladungsrate der ersten 100 msec Periode aufgetragen. Für geringe $A \times I$ -Produkte ist der Winkel ein wenig größer als $67,5^\circ$ (um 70°). Mit steigendem $A \times I$ - Produkt wird der Winkel größer (bis zu 80°). Dies bedeutet, daß eine Steigerung der Reizintensität wirkungsvoller ist als eine Vergrößerung der Reizfläche. Diese Tendenz wird noch deutlicher für größere $A \times I$ -Produkte, wo die Reizfläche die rezeptive Feldperipherie erreicht.

In den Abbildungen 6A-D werden die mittleren Entladungsraten der aufeinanderfolgenden 4x100 msec-Perioden gegen Reizfläche und Intensität aufgetragen.

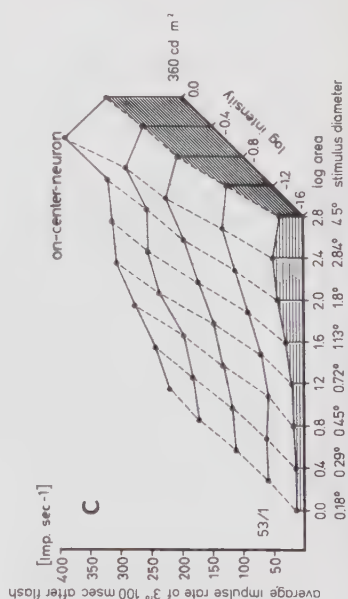
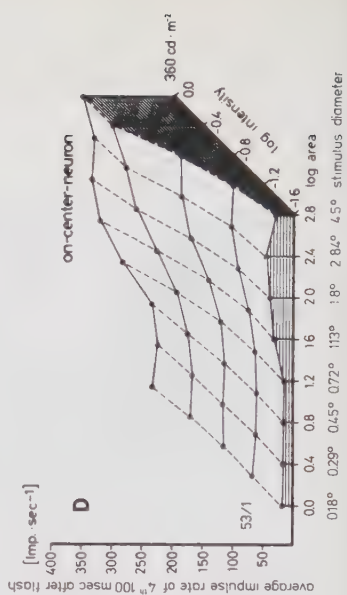
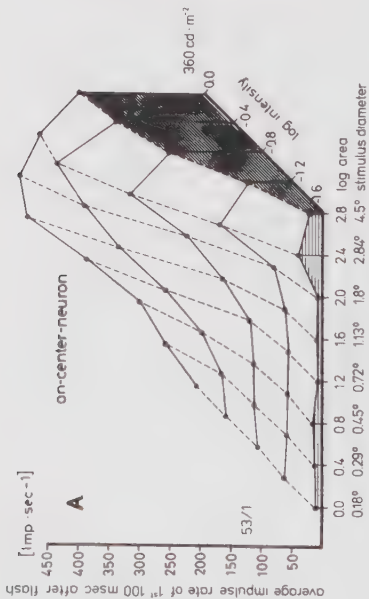
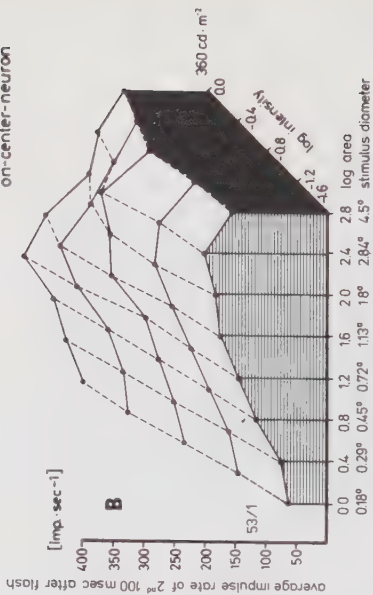


Abb. 6

Der Einfluß von Reizfläche und Reizintensität auf die durchschnittliche Entladungsrates der ersten vier 100 msec Perioden nach der Reizung. Phasisches on-Zentrum-Neuron.

Dabei waren von Interesse, daß mit größer werdender Reizintervallzeit der Winkel α auch bei größeren $A \times I$ Werten bei $67,5^\circ$ liegt. Es sei hinzugefügt, daß bei diesem Neuron die Entladungsrate zwischen 400 und 500 msec nach Reizbeginn noch beträchtlich oberhalb der Spontanaktivität lag.

Neurone mit tonischer Antwort

Abb. 7 zeigt ein Beispiel eines typischen on-Zentrum-Neurons, das nach einem kurzen Lichtblitz eine tonische Antwort zeigt. Das Reizantwortmuster ist für alle Reize ziemlich gleich: Nach einer gewissen Latenz kommt es zu einem steilen Anstieg der Entladungsrate gefolgt von einem Abfall, der einer exponentialen Funktion ähnelnd. Bei einigen Zellen trat eine langanhaltende schwache Hemmperiode auf. Sehr selten (s. Abb. 7, Logfläche 1,6 und 2,9, Logintensität 0,0) wird der Abfall durch einige Inhibitionsphasen, die niemals sehr ausgeprägt sind, unterbrochen.

Die Parameter, die untersucht werden konnten (wie der 1a-Gipfel), zeigten dasselbe Muster wie die phasischen Neurone. Für einige dieser Neurone bestimmten wir die Zeitkonstante, die bei 60 - 80 msec lag.

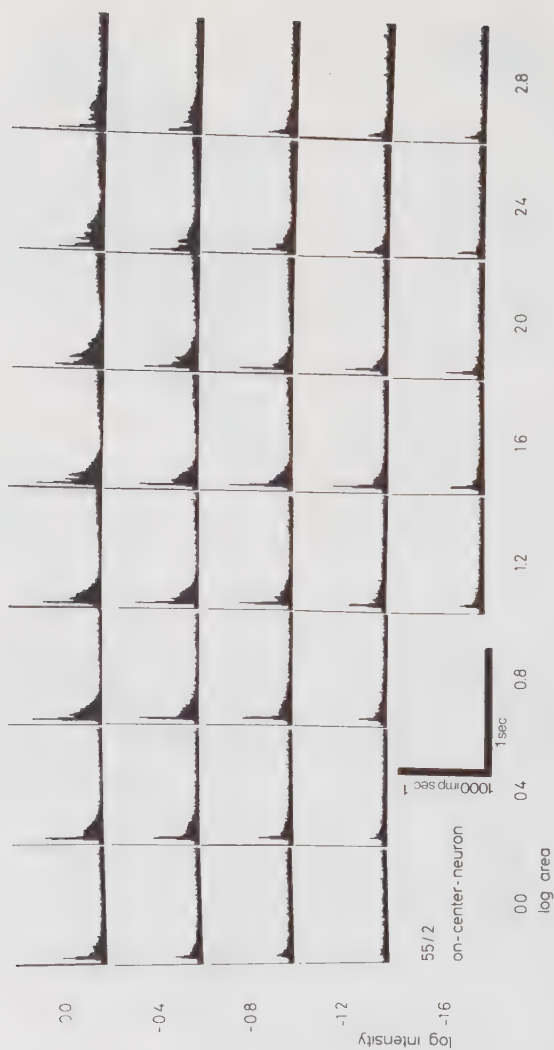


Abb. 7

PST-Histogramme eines tonischen on-Zentrum-Neurons.
Größte Reizfläche $4,5^\circ$, größte Reizintensität 360 cd/m^2 .

Off-Zentrum-Neurone

Von den off-Zentrum-Neuronen ist bekannt, daß daraus Reizantworten eine größere Variabilität als die der on-Zentrum-Neurone zeigen (BOTTNER und GRÜSSER, 1968). Nach Grüsser und Grützner (1958) lassen sich die Antworttypen in der off-Zentrum-Neurone nach kurzen diffusen Lichtblitzen in zwei Gruppen unterteilen.

- a) off₁ - Neurone antworteten auf einen diffusen Lichtblitz mit einer initialen Hemmperiode von 80 bis 600 msec Dauer, auf welche eine nichtoscillierende Aktivierungsperiode folgte.
- b) off₂ - Neurone antworteten mit einer periodischen Aktivierung im Anschluß an eine initiale Hemmperiode von 45 bis 120 msec.

In der vorliegenden Untersuchung konnten auch zwei derartige Antworttypen unterschieden werden.

Durch Verwendung eines größeren Reizbereich konnte jedoch festgestellt werden, daß der eine Typ der off-Zentrum-Neurone mit zwei Gipfeln, der andere mit 3 oder 4 Gipfeln antwortete, wenn optimale Reizbedingungen herrschten. In Analogie zu den on-Zentrum-Neuronen wird diese Antwort der off-Zentrum-Neurone phasisch genannt. Der Antworttyp mit einem, höchstens zwei Aktivitätsgipfeln wird tonisch genannt. Eine Beziehung zu den zwei Klassen von off-Zentrum-Neuronen, wie sie von ENROTH-CUGELL und ROBSON (1966) sowie IKEDA und WRIGHT (1972) (transient y-cells, sustained x-cells) beschrie-

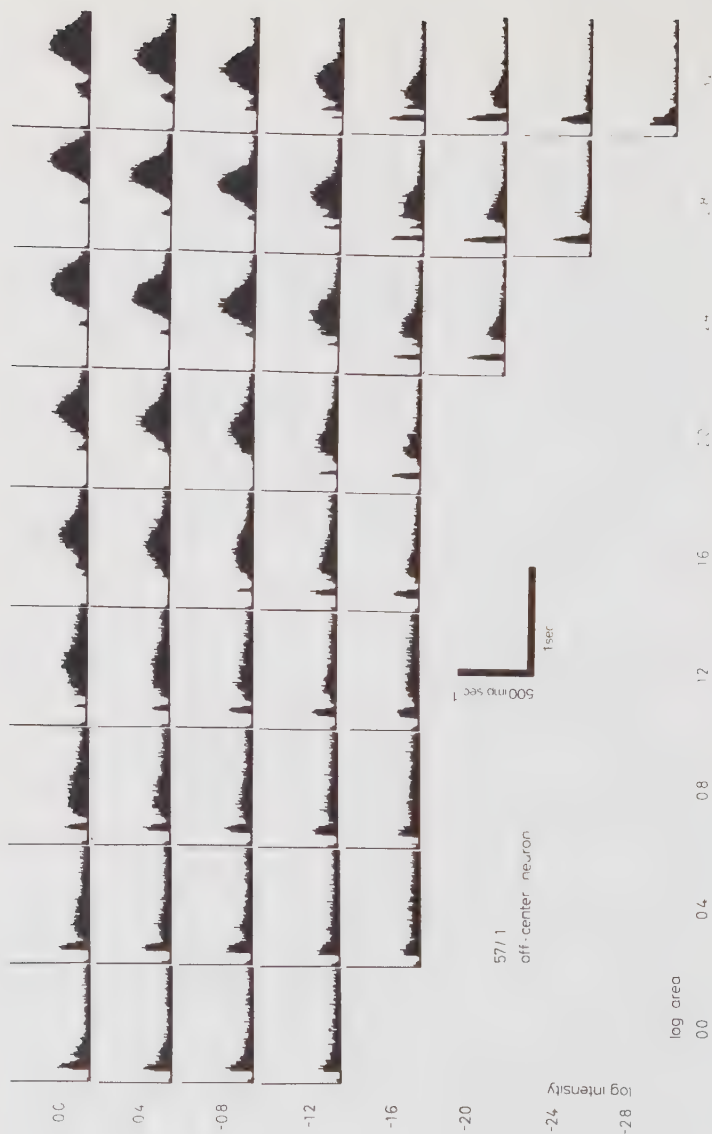


Abb. 8

PST-histogramme eines phasischen off-Zentrum-Neurons. Größte Reizfläche 7,2°, größte Reizintensität 360 cd/m².

ben wurde, erscheint wahrscheinlich, wurde jedoch in den vorliegenden Experimenten nicht weiter untersucht.

Phasische off-Zentrum-Neurone

Abbildungen 8 und 9 zeigen typische phasische Antworten von zwei off-Zentrum-Neuronen. In Abb. 8 ist der allmähliche Übergang von einem tonischen zu einem phasischen Antworttyp mit steigenden $A \times I$ Werten gut zu erkennen. Bei weiterer Zunahme der $A \times I$ Werte erfolgt eine Rückkehr zum tonischen Antwortmuster. Bei diesem Neuron sieht man bei den meisten Reizkombinationen zwei klar unterscheidbare Gipfel. Bei mehreren Reizpunkten war auch ein dritter Aktivitätsgipfel zu erkennen. Bei dem Neuron in Abb. 9 waren unter optimalen Reizbedingungen 4 Aktivitätsgipfel klar zu unterscheiden, wobei deren jeweiliges Maximum bei verschiedenen $A \times I$ Werten erreicht wurde.

Aus dem Verlauf der PST-Histogramme, welche man mit Lichtblitzen verschiedener Fläche und Intensität, aber identischen $A \times I$ Werten erhält, ist zu entnehmen, daß die $A \times I = \text{const.}$ Hypothese nur für einen sehr begrenzten Bereich gilt. Abweichungen von der $A \times I = \text{const.}$ Hypothese waren besonders deutlich, wenn die Reizfläche größer als das rezeptive Feldzentrum war.

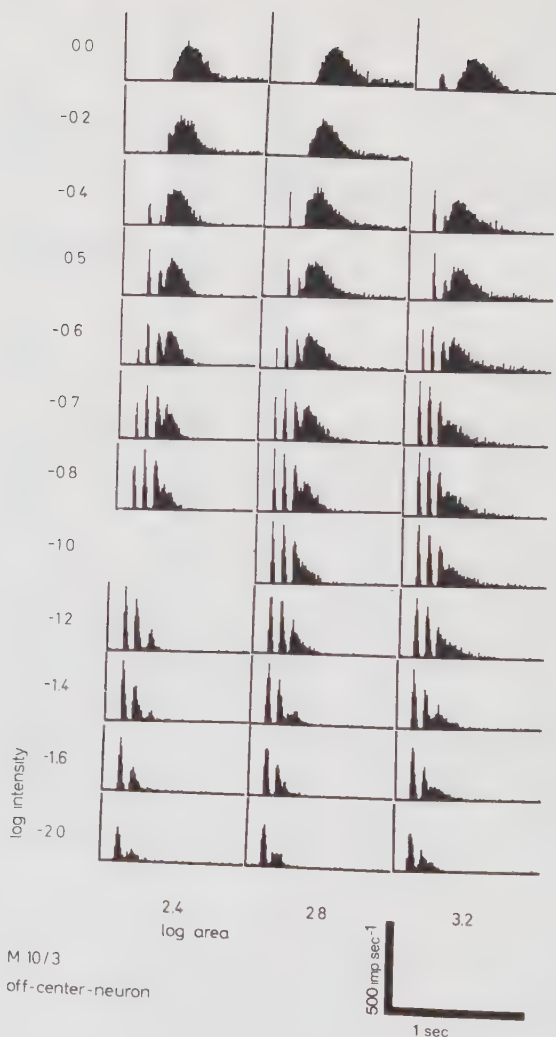


Abb. 9

PST-Histogramme eines phasischen off-Zentrum-Neurons. Reizantwort auf große Reizfläche (größte Reizfläche $7,2^\circ$, größte Reizintensität 360 cd/m^2)

Abhängigkeit der phasischen Antworten von Reizintensität und -fläche

Latenz der Reizantworten.

Zur Vermeidung von Mißverständnissen bei der Bezeichnung der Aktivitätsgipfel wird auf die Abb.1b hingewiesen. Im Gegensatz zur Reizantwort der on-Zentrum-Neurone erscheint bei phasischen off-Zentrum-Neuronen der 1.Gipfel nicht bei allen Reizkombinationen. Den einzelnen Gipfeln wurde die entsprechende Klassifikation gegeben, nachdem die PST-Histogramme aller Reizkombinationen sorgfältig untersucht worden waren (Abb. 8 und 9).

Für den 1. Gipfel wurde das Entladungsmaximum bei niedrigen und mittleren $A \times I$ Werten erreicht; der Gipfel trat unmittelbar nach der anfänglichen Hemmphase auf. Die Dauer der initialen Hemmphase stieg an mit größer werdenden Reizflächen und -intensitäten, solange die Reizfläche kleiner als das rezeptive Feldzentrum blieb. Innerhalb des Antwortbereiches mittlerer $A \times I$ Werte wurde die Latenz des 1., 2a und 2b Gipfels nur wenig oder überhaupt nicht durch Änderungen der Reizintensität und/oder der Reizfläche beeinflusst. Anders verhielt es sich mit dem 3. Gipfel. Die Latenz dieses Gipfels verlängerte sich mit steigender Reizintensität erheblich (Abb.10). Eine Vergrößerung der Reizfläche hatte einen ähnlichen Effekt, solange die Reizfläche kleiner als das rezeptive Feldzentrum blieb.

Die Amplitude der Aktivitätsgipfel

Im Gegensatz zur Latenz hing die Amplitude der Gipfel 1, 2a und 2b in starken Maße von A und I ab. (Abb. 11).

8 off-center-neurons

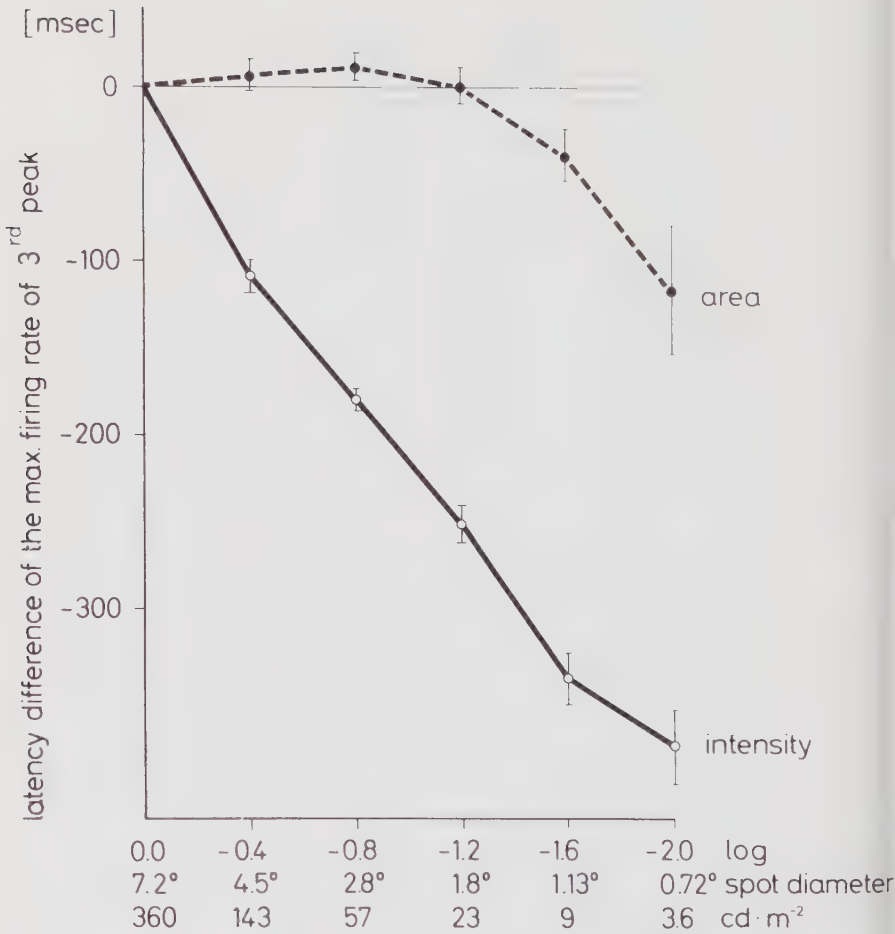


Abb. 10

Phasische off-Zentrum-Neurone. Einfluß von Reizfläche und Reizintensität auf die Latenz des Aktivitätsgipfels 3.

Die $A \times I = \text{const.}$ Hypothese galt für die Amplitude dieser Aktivitätsgipfel keineswegs. Die Amplitude des 1. Gipfels nahm bei steigender Reizintensität zu, wenn die Reizfläche klein blieb, während bei großen Reizflächen teilweise das Gegenteil der Fall war. Wie aus Abb. 9 zu ersehen ist, werden die Entladungsmaxima der Gipfel 1, 2a und 2b bei unterschiedlichen Reizintensitäten und Reizflächen erreicht.

Trotz dieser Tatsache blieb die zeitliche Beziehung der einzelnen Aktivitätsgipfel untereinander erhalten.

Im allgemeinen war die Abweichung der Amplitude von der $A \times I = \text{const.}$ Hypothese bei den phasischen Antworten der off-Zentrum-Neurone stärker als bei den phasischen on-Zentrum-Neuronen. Ergänzend sei bemerkt, daß ein Anstieg der Reizintensität auf die Höhe der Reizantwort immer einen größeren Einfluß als die Reizfläche hatte (Abb. 10 und 11).

Tonische Reizantworten

Ungefähr 1/3 der off-Zentrum-Neurone antworteten nur mit einem oder zwei Aktivitätsgipfeln. Die spontane Entladungsrate der tonischen off-Zentrum-Neurone lag im Durchschnitt höher als die der phasischen off-Zentrum-Neurone. Lichtblitze mit niedrigen $A \times I$ Werten bewirkten nach einer Latenz von 8 bis 20 msec eine kurze initiale Hemmphase, der eine länger anhaltende Excitationsphase folgte.

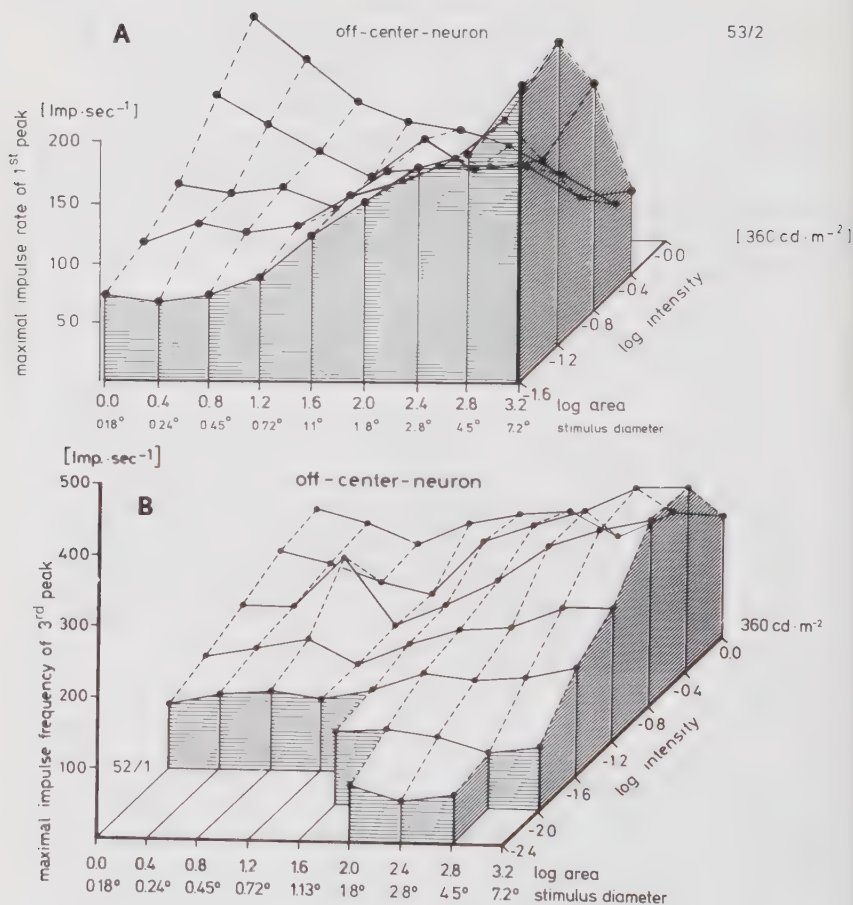


Abb. 11

Inhasisches off-Zentrum-Neuron. Einfluß von Reizfläche und Reizintensität auf die maximale Entladungsrates der Gipfel 1(A) und 3(B). Die Daten der Abb. 11 B stammen von einem anderen Neuron als die der Abb. 11A. Starke Abweichung von der $A \times I = \text{const.}$ Regel in beiden Abb.

Die maximale Entladungsrate wurde innerhalb von 20 bis 60 msec nach Beendigung der Hemmphase erreicht. Nach diesem Entladungsmaximum fiel die neuronale Entladungsrate annähernd exponentiell auf die spontane Entladungsrate zurück (Abb. 12). Bis zu mittleren $A \times I$ Werten galt die $A \times I = \text{const.}$ Hypothese. Die Zeitkonstante des Entladungsabfalls auf die spontane Entladungsrate lag zwischen 80 und 250 msec. Sie stieg nur gering an bei größeren Reizflächen und höheren Reizintensitäten.

Die zeitlichen Beziehungen zwischen phasischen on- und off-Zentrum-Neuronen

Als nacheinander phasische on-Zentrum-Neurone und phasische off-Zentrum-Neurone registriert wurden, die ihre rezeptiven Felder im gleichen Gesichtsfeldbereich hatten, konnte beobachtet werden, daß die on-Zentrum-Neurone während der Hemmphasen der off-Zentrum-Neurone aktiviert wurden und umgekehrt. Eine statistische Auswertung sollte die gegenläufige Beziehung der on- und off-Zentrum-Neurone deutlich machen. Die PST-Histogramme verschiedener phasischer Neurone wurden untersucht, und aus den Daten von 10 on-Zentrum-Neuronen die Reizantworten ausgewählt, bei denen vier Aktivitätsgipfel und eine deutliche Hemmphase zwischen Gipfel 1b und 2 zu erkennen waren. Ein ähnliches Auswahlverfahren fand für 8 off-Zentrum-Neurone statt. Es wurden die Reizantworten ausgewählt, bei denen unter günstigen Reizbedingungen vier Aktivitätsgipfel auftraten.

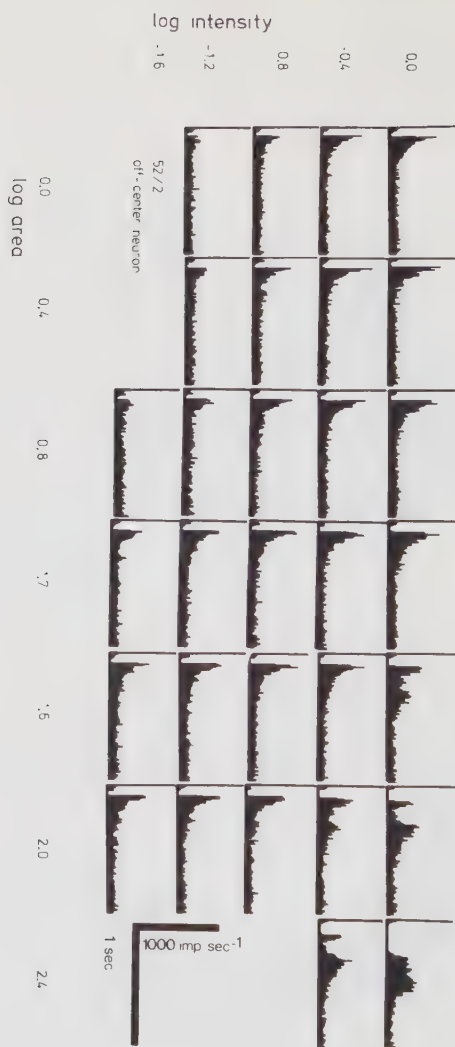


Abb. 12

Tonisches off-Zentrum-Neuron. ST-Histogramme verschiedener Reizkombinationen. Bei kleinen und mittleren $A \times I$ Werten gilt das Ricco'sche Gesetz. Bei Reizen mit großen $A \times I$ Werten werden zwei Aktivierungsgipfel registriert. Größte Reizfläche $2,8^\circ$ größte Reizintensität 360 cd/m^2 .

Die Latenzen der Gipfel 1a, 1b, 2 und 3 der on-Zentrum-Neurone sowie der Gipfel 1, 2a, 2b und 3 der off-Zentrum-Neurone (Abb.1) wurden gemessen und gemittelt. Der Vergleich der Gipfellatenzen phasischer Neurone läßt einige interessante Beziehungen deutlich werden.

- a) Die erste Aktivierungsphase der off-Zentrum-Neurone begann zumeist nach der 1b-Reizantwort der on-Zentrum-Neurone. Während der 1a und 1b Aktivierungsphasen waren die off-Zentrum-Neurone gehemmt.
- b) Unter optimalen Reizbedingungen erreichte die erste Aktivierungsphase der off-Zentrum-Neurone ihr Entladungsmaximum während der Hemmphase der on-Zentrum-Neurone, die zwischen dem Gipfel 1b und 2 lag.
- c) Das Auftreten der Gipfel 2 und 3 der phasischen on-Zentrum-Neurone konnte im allgemeinen mit der Hemmphase zwischen den Aktivierungsphasen 1 und 2a bzw. 2a und 3 der phasischen off-Zentrum-Neurone korreliert werden.

Somit wird aus dieser Aufstellung deutlich, daß Aktivierungs- und Hemmphasen phasischer on- und off-Zentrum-Neurone in gegenläufiger zeitlicher Beziehung zueinander stehen. (Abb.1)

Bei dem Vergleich der Reizantworten von tonischen on- und off-Zentrum-Neuronen konnte eine ähnliche, jedoch nicht so deutliche Beziehung gefunden werden.

Tabelle 1

Durchschnittliche Latenzen der Aktivitätsgipfel von 10 phasischen on-Zentrum-Neuronen und 8 phasischen off-Zentrum-Neuronen. Die Latenzen und die Standardabweichung der mittleren Latenz wurden aus den Reizantworten auf mittlere A x I Werte berechnet.

Gipfel	10 on-Zentrum- Neurone	8 off-Zentrum- Neurone	Gipfel
1a	50 $\pm$ 2 msec		
1b	100 $\pm$ 4	189 $\pm$ 3 msec	1
2	230 $\pm$ 7	282 $\pm$ 5	2a
3	330 $\pm$ 15	422 $\pm$ 10	2b
		638 $\pm$ 17	3

Die Aktivierung der off-Zentrum-Neurone setzte immer später als die der on-Zentrum-Neurone ein. Mit der off-Aktivierung sank die Entladungsrate der on-Zentrum-Neurone schnell auf 50 - 70 % der maximalen Entladungsrate. Das Entladungsmaximum der tonischen on-Zentrum-Neurone fällt zeitlich ziemlich genau in die Phase stärkster präexcitatorischer Hemmung der off-Zentrum-Ganglienzellen. Man kann deshalb auch bei den tonischen on- und off-Zentrum-Neuronen einen antagonistischen retinalen Mechanismus annehmen.

Diskussion

Das Ricco'sche Gesetz und die Reizantworten retinaler Neurone.

Die in dieser Arbeit mitgeteilten Ergebnisse lassen erkennen, daß das Ricco'sche Gesetz nur für kleine $A \times I$ Werte gilt. Solange die $A \times I$ Werte der Reize nicht mehr als 0,5 bis 1 log-Einheit oberhalb der Reizschwelle lagen, konnte das Ricco'sche Gesetz durch die Reizantworten der on- und off-Zentrum-Ganglienzellen bestätigt werden. Häufig war allerdings Voraussetzung, daß die Reizfläche nicht größer als das rezeptive Feldzentrum war. Für einige Parameter, z.B. für die Latenzen der Gipfel 1 und 2 der on-Zentrum-Neurone und die Latenzen des ersten Gipfels phasischer und tonischer off-Zentrum-Neurone, fand das Ricco'sche Gesetz auch eine Bestätigung, wenn das gesamte rezeptive Feld gereizt wurde.

Diese Verallgemeinerung trifft jedoch nicht auf die Amplitude der phasischen Reizantworten zu. Bei schwachen oder tonischen Reizantworten scheint das retinale Netzwerk über einen größeren Bereich als bei phasischen Reaktionsmustern nach dem Ricco'schen Gesetz zu antworten. Das Auftreten oscillatorischer Reizantworten kann als deutlicher Hinweis auf die Nichtlinearität retinaler Signale gewertet werden.

Ein qualitatives Modell für phasische Reizantworten.

Es wurde schon erwähnt, daß das durch kurze Lichtblitze bewirkte Auftreten oscillatorischer Reizantworten mit einem erheblichen Anstieg der Nichtlinearität in der neuronalen Antwort verbunden ist. Weiter unten wird ein qualitatives "Überlagerungsmodell" beschrieben, das eine Erweiterung des von GROSSER und RABELO (1958) vorgeschlagenen Modells darstellt. Die Nichtlinearität der neuronalen Reizschwelle wird mit berücksichtigt. Es kann angenommen werden, daß die Signalverarbeitung vor der Ganglienzellebene (d.h. bei Rezeptoren, Bipolaren, Horizontalzellen und Amakrinen, CREUTZFELDT et al. 1970) über eine Interaktion langsamer Membranpotentiale der untereinander verbundenen Neurone abläuft (van de GRIND et al., 1973).

On - Zentrum - Neurone

Der initiale Excitationsprozeß, hervorgerufen durch kurze Lichtblitze, wird zwei Rezeptorantworten (V_{R1}

und V_{R2} Abb. 13) zugeordnet. Diese Rezeptorantworten summieren auf der Bipolarzellebene und bewirken den Excitationsprozeß E. Die Information (hauptsächlich vom schneller reagierenden Typ V_{R1}) wird simultan an die Horizontalzellen weitergeleitet, wo nach räumlicher Summation der F_H Prozeß (Abb. 13) abläuft. Dieser F_H Prozeß wird auf die on-Zentrum-Bipolarzellen übergeleitet, wo er zu einer Inhibition führt. Der Output V_B der on-Zentrum-Bipolarzellen innerhalb des rezeptiven Feldzentrums einer retinalen on-Zentrum-Ganglienzelle wird auf die Ganglienzelle weitergeleitet und führt anfänglich zur Depolarisation der Ganglienzellmembran. Der zeitliche Ablauf des V_B Prozesses hängt von der relativen Stärke von V_R und F_H ab. Falls F_H relativ stark ist, zeigt V_B eine langsame Oscillation. Der Output V_B der on-Zentrum-Bipolarzellen wird gleichzeitig auf die Amakrinenzellebene weitergeleitet, wo eine schnelle Oscillation mit einer Frequenz von 8 - 12 Hz ausgelöst wird. Auch auf dieser Ebene findet eine räumliche Summation statt. Die Antwort F_A der Amakrinen tritt in Interaktion an der Membran der Ganglienzelle mit dem Output V_B , wobei eine Serie von Membranoscillationen beginnend mit einer Depolarisierung angenommen werden kann. Abb. 13 zeigt, daß die Überlagerung der Prozesse F_A und V_B zu einer charakteristischen oscillatorischen Reizantwort einer on-Zentrum-Ganglienzelle führt.

Der Unterschied zwischen phasischen und tonischen Reizantworten kann in der relativen Wirksamkeit gesehen werden, die der F_A Prozeß auf die Reizantwort der Ganglien-

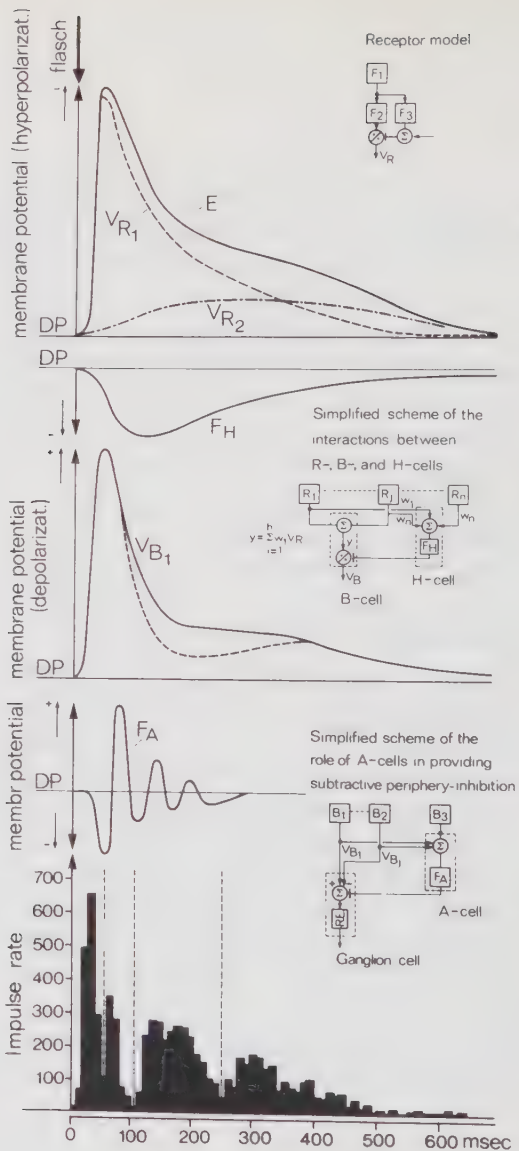


Abb. 13

Schematische Zeichnung eines "Überlagerungsmodells", welches das Auftreten phasischer und tonischer Antwortmuster an on-Zentrum-Ganglienzellen erklären kann. Die Blockdiagramme stellen schematisch das für das Modell angenommene Netzwerk dar (van de Grind et al., 1973). Zwei Rezeptorklassen werden angenommen, eine (Zapfen) für schnelle und eine zweite (Stäbchen) langsame Reizantworten.

zellen ausübt. Wenn der F_A Prozeß schwach oder nicht vorhanden ist, werden tonische Reizantworten nach kurzen Lichtblitzen registriert, bei einem starken F_A Prozeß phasische Reizantworten. Ein schwacher F_A Prozeß wird entweder durch schwache Reizung (kleine $A \times I$ Werte) oder durch eine geringe Anzahl weniger und/oder weniger effektiver Synapsen zwischen den Amakrinen und den Ganglienzellendriten verursacht. In unserem Laboratorium durchgeführte intraretinale Ableitungen (FÖRSTER et al. 1972) lassen an Amakrinen zeigen tatsächlich oscillatorische Reizantworten, wie im Modell angenommen wurde.

Off-Zentrum-Neurone

Die unterschiedlichen Prozesse, die für das Entstehen phasischer Reizantworten bei on-Zentrum-Ganglienzellen verantwortlich gemacht werden, können auch zur Erklärung der Reizantworten phasischer off-Zentrum-Neurone benutzt werden. Bei off-Zentrum-Bipolarzellen führt der V_R Prozeß zu einer initialen Hyperpolarisierung, der F - Prozeß zu einer Depolarisierung. Falls V_R stark ist, sollte nach einer kurzen Inhibitionsphase eine Depolarisierung der off-Bipolarzellen über den F Prozeß folgen. Die Folge von Hyperpolarisierung und Depolarisierung wird auf Membran der off-Zentrum-Ganglienzellen weitergeleitet und führt zu einer initialen Inhibitionsphase, der eine Aktivierung folgt. Bei sehr starken Lichtblitzen überwiegt die inhibitorische Interaktion zwischen Rezeptoren und off-Zentrum-Bipolarzellen gegenüber dem excitorischen Depolarisierungsprozeß.

Eine lang anhaltende primäre Inhibitionsphase wird dann von den off-Zentrum-Bipolarzellen zu den Ganglienzellen weitergeleitet. Der Output von on- und off-Zentrumbipolarzellen geht auch auf die Amakri-nenebene, wo der F_A Prozeß eingeleitet wird, der an den off-Zentrum-Ganglienzellen eine initiale Erregung herbeiführt. Die relative Stärke des F_A Prozesses und der Einfluß der Bipolarzellen auf die Ganglienzellen bestimmen, ob phasische oder tonische Reizantworten registriert werden.

Vergleich von phasischen und tonischen Neuronen mit "transient and sustained cells"

Aus der bisherigen Diskussion folgt, daß die phasischen Neurone, die wesentlich durch den Input der Amakrinen beeinflußt werden, mit den transient cells, und die tonischen Neurone, deren Input hauptsächlich von den Bipolarzellen kommt, mit den sustained cells zu vergleichen sind. (ENROTH-CUGELL und ROBSON 1966). Es ist jedoch weiter oben schon festgehalten worden, daß es keine genau voneinander zu trennende Zellpopulationstypen gibt. Es wurde vielmehr ein ganzes Spektrum an Reizantworten registriert, an dessen Enden jeweils die typischen Reizantworten erschienen. Eine deutliche Unterscheidung zwischen transient und sustained cells dürfte über Messungen der Nervenleitgeschwindigkeiten, welche nicht vorgenommen wurden, möglich sein.

Die im allgemeinen niedrigere spontane Entladungsrate und größeren rezeptiven Feldzentren der phasischen Neurone gegenüber den tonischen Neuronen geben einen weiteren Hinweis auf die Identität mit den "sustained and transient cells" (IKEDA and WRIGHT 1972)

Mögliche Verbindungen zwischen oscillatorischen neuronalen Antwortmustern und kurzen Nachbildern.

Fröhlich und Mitarbeiter (1921, 1929) führten psychophysische Experimente durch, bei denen die zur Wahrnehmung kurzer Nachbilder notwendigen kurzen Lichtreize in Reizintensität und Reizdauer verändert wurden. Die psychophysischen Ergebnisse korrelieren ausreichend gut mit den phasischen Antworten retinaler Ganglienzellen, wenn man die Hypothese akzeptiert, daß die Aktivierung der phasischen on-Zentrum-Neurone entscheidend ist für die Wahrnehmung des Primärbildes und der kurzen Nachbilder, während für die Dunkelintervalle zwischen den Nachbildern die phasischen off-Zentrum-Ganglienzellen verantwortlich gemacht werden (GRÜSSER und GRÜTZNER, 1958, GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS 1962). Die mögliche zeitliche Korrelation zwischen den kurzen Nachbildern und den Aktivierungsgipfeln retinaler Ganglienzellen wird in Tabelle 2 gezeigt.

Man kann aus den neurophysiologischen Daten vorhersagen, daß die Intervalle zwischen den Nachbildern abnehmen, wenn die Reizintensität steigt. Dies ist auch tatsächlich der Fall.

Das Auftreten kurzer Nachbilder sollte außerdem von der Reizgröße abhängen oder genauer gesagt von dem Verhältnis Reizfeldgröße zu rezeptivem Feld an einem bestimmten retinalen Ort. Beste oscillatorische Reizantworten treten dann auf, wenn das Reizfeld größer als das rezeptive Feldzentrum ist und die $A \times I$ Werte 2 bis 3 log Einheiten oberhalb der Reizschwelle liegen. Da die Größe der rezeptiven Felder mit Entfernung von

	Primär- bild	Dunkel- intervall	Hering- nachbild	Dunkel- intervall	Purkinje- nachbild	Dunkel- intervall	Hess- nachbild	Dunkel- intervall
Zeit nach Lichtblitz in msec	20-50	50-60	60-90	90-120	120-240	240-280	280-500	> 500
On-Zentrum Neurone	++	((+))	+	∅	+	∅	(+)	S
tonische	+	+	(+)	S	S	S	S	S
Off-Zentrum Neurone	∅	(+) oder ∅	(+) oder ∅	++	∅	+	∅	+
tonische	∅	∅	∅	++	+	+	S	S

Tab. 2

Beziehung zwischen kurzen Nachbildern und der Aktivierung retinaler on- und off-Zentrum-Neurone

+ = Aktivierung

∅ = Hemmung

S = Spontanaktivität

Es wurden Reizbereiche mit typischen Antwortmustern ausgewählt.

der Fovea centralis wächst (WIESEL, 1960), sollte das Auftreten der kurzen Nachbilder auch vom retinalen Reizort abhängen. Je weiter der Lichtreiz in der Peripherie des Gesichtsfeldes liegt, umso größer müssen die zur Wahrnehmung kurzer Nachbilder notwendigen Lichtreize sein. Vorläufige psychophysische Experimente in unserem Laboratorium bestätigen diese Vorhersage.

Es ist wiederholt berichtet worden, daß die kurzen Nachbilder nach kleinen über die Fovea centralis bewegten Lichtreizen weniger wahrgenommen werden als bei Reizung parafovealer Teile der Retina (FRÜHLICH 1921, 1929). Diese Beobachtung widerspricht augenscheinlich der weiter oben aufgestellten Korrelation zwischen Reizgröße und Reizort und dem Auftreten kurzer Nachbilder. Falls im neuronalen Netzwerk des menschlichen Auges die Fovea centralis ähnlich wie die Area centralis der Katze mehr Verbindungen tonischen als phasischen Typs hat, ist die verringerte Wahrnehmung von kurzen Nachbildern über die Fovea centralis verständlich.

Eine weitere mögliche Beziehung zwischen den neurophysiologischen Daten und der psychophysischen Beobachtung kurzer Nachbilder ist das experimentelle Ergebnis, daß bei Reizen hoher $\lambda \times 1$ Werte kurze oscillatorische Reizantworten der on-Zentrum-Ganglienzellen verschwinden und nur eine lang anhaltende Aktivierungsphase zurückbleibt. In psychophysischen Experimenten verschwinden die kurzen Nachbilder bei starken Lichtreizen. Diese Lichtblitze haben einen kurzen Blendungseffekt, nach

dem nur die später auftretenden länger dauernden Nachbilder wahrgenommen werden können.

wie aus den PST-histogrammen der phasischen on-Zentrum-Neurone zu erkennen ist, sinkt die Entladungsrate zwischen den Aktivierungsgipfeln Ia und Ib in der Regel nicht unter die spontane Entladungsrate. Zusätzlich findet in diesem Zeitraum keine oder nur eine geringe Aktivierung der off-Zentrum-Neurone statt (Tab.2). Dieses Ergebnis stimmt gut mit der psychophysischen Beobachtung überein, daß die getrennte Wahrnehmung von Primärbild und Heringnachbild häufig nur schwer gelingt.

Unter bestimmten Reizbedingungen kann eine schnelle Oscillation im Purkinje Nachbild beobachtet werden (FRÖHLICH 1921). Diese Beobachtung kann mit dem Auftreten von mehr als einem Aktivierungsgipfel in der Phase 2 der phasischen on-Zentrum-Neurone in Verbindung gebracht werden.

Schließlich kann auch die Helligkeit der Nachbilder aus den neurophysiologischen Daten vorhergesagt werden, wenn die Hypothese akzeptiert wird, daß wahrgenommene Helligkeit und Dunkelheit in Beziehung zur Impulsrate von on-Zentrum- bzw. off-Zentrum-Neuronen gesetzt werden können. Das Primärbild wird heller als das Heringsche Nachbild und dieses wiederum wird heller als das Purkinjesche und Hesssche Nachbild wahrgenommen. Auch die Dunkelheit der Dunkelintervalle zwischen den positiven Nachbildern erscheint im weiteren Verlauf weniger ausgeprägt. Der Abfall

der Entladungsraten von phasischen on- und off-Zentrum-Neuronen im Verlauf der Oscillationen läßt sich hiermit korrelieren.

Zusammenfassung

1.)

Bei narkotisierten Katzen wurde von einzelnen Fasern des tractus opticus abgeleitet, während die rezeptiven Felder der entsprechenden on- und off-center-Neurone mit Lichtblitzen von 20 msec Dauer gereizt wurden.

2.)

Die Reizfläche A (0.18° - 11.8°) und die Lichtintensität I (bis 360 cd/m^2) wurde in 0.4 log Schritten verändert, wobei mehrere Reizkombinationen mit gleichem $A \times I$ Produkt entstanden.

3.)

Für on- und off-Zentrum-Neurone fanden sich 2 Antworttypen nach einem kurzen Lichtreiz: Neurone mit einer phasischen Reizantwort bei bestimmten Reizkombinationen und andere mit einer tonischen Antwort bei allen Reizkombinationen.

4.)

Phasische on-Zentrum-Neurone antworteten bei mittleren $A \times I$ Werten mit bis zu 5 Aktivitätsgipfeln. Der Flächen- und Intensitätseinfluss auf die Gipfellatenzen und maximalen Entladungsraten wurde untersucht. Für kleine und grosse $A \times I$ Werte bestand die Antwort im allgemeinen nur aus 1 bis 2 Aktivitätsgipfeln. Bei tonischen on-Zentrum-Neuronen riefen alle Reizkombinationen nur einen Gipfel mit kurzer Latenz und langsamen Abfall hervor.

5.)

Abhängig von der Reizkombination fanden sich bei phasischen off-Zentrum-Neuronen bis zu 4 Aktivitätsgipfel. Bei sehr hellen, großflächigen Reizen fand sich häufig eine primäre Hemmphase von bis zu 600 msec, welche von einem einzelnen Gipfel gefolgt wurde. Bei tonischen off-Zentrum-Neuronen folgte gewöhnlich auf eine kurze Hemmphase ein rasch ansteigender, langsam abfallender Aktivitätsgipfel.

6.)

Ricco's Gesetz ($A \times I = \text{const.}$) war nur für kleine $A \times I$ Werte gültig, bei höheren Werten rief eine Intensitätszunahme größere Veränderungen als eine gleichwertige Flächenzunahme hervor.

7.)

Die zeitliche Beziehung zwischen on- und off-Zentrum-Neuron Aktivitätsgipfeln wurde untersucht. Korrelationen mit den von der Psychophysik her bekannten kurzen Nachbildphasen und Entstehungsmöglichkeiten der oscillierenden Aktivität in der Retina nach einem kurzen Lichtblitz werden diskutiert.

Phasische und tonische Neurone wurden mit "transient" und "sustained" cells verglichen.

Literaturverzeichnis

- 1.) Aubert, H.: Über die durch den elektrischen Funken erzeugten Nachbilder. Moleschotts Unters. Naturlehre d. Menschen 5, 279 - 318 (1858)
- 2.) Bayer, L.: Die periodischen Nachbilder nach kurzdauernder Belichtung mit farbigen Reizlichtern. Z.Biol. 85, 299 - 324 (1926)
- 3.) Baylor, D.A. and M.G.F. Fuortes: Electrical responses of single cones in the retina of the turtle. J.Physiol. (London) 207, 77 - 92 (1970)
- 4.) Baylor, D.A., M.G. Fuortes and P.M.O'Bryan: Receptive fields of cones in the retina of the turtle. J.Physiol. (London) 214, 265 - 294 (1971)
- 5.) Bidwell, S.: On the recurrent images following visual impressions. Proc. roy. Soc. B 56, 132 - 145 (1894)
- 6.) Bosscha, H.P.: Primäre, secundäre und tertiäre Netzhautbilder nach momentanen Lichteindrücken. Albrecht v. Graefes Arch. Ophthal. 40, 22 - 42 (1894)
- 7.) Büttner, U. und O.-J. Grüsser: Quantitative Untersuchungen der räumlichen Erregungssummation im rezeptiven Feld retinaler Neurone der Katze. I. Reizung mit 2 synchronen Lichtpunkten. Kybernetik 3, 81-94 (1968)
- 8.) Charpentier, A.: L'inertie retinienne et la théorie de la perception visuelle Arch. Ophthal. (Paris) 6, 114 (1886)

- 9.) Creutzfeldt, O.D., Sakmann, B., Scheich, H. and Korn A.: Sensitivity distribution and spatial summation within receptive field center of retinal on-center ganglion cells and transfer function of the retina. J. Neurophysiol. 33 654 - 671 (1970)
- 10.) Enroth-Cugell, Ch. and J.C. Robson: The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. J. Physiol. (London) 187, 517-552 (1966)
- 11.) Fischer, M.H.: Messende Untersuchungen über das Purkinjesche Phänomen im Nachbild. Pflüg. Arch. ges. Physiol. 198, 311-348 (1923)
- 12.) Förster, M.: Antworten retinaler Ganglienzellen der Katze bei unterschiedlicher Barbituratnarkosetiefe (1969 unveröffentlicht)
- 13.) Förster, M. van de Grind, W.A; Grüsser, O.-J.: Intrazelluläre Ableitungen von verschiedenen Zellschichten der Katzenretina (1972 unveröffentlicht)
- 14.) Fröhlich, F.W.: Untersuchung über periodische Nachbilder Zeitschr. für Sinnesphysiologie 52, 60 - 88 (1921)
- 15.) Fröhlich, F.W.: Über den Einfluß der Hell- und Dunkeladaptation auf den Verlauf der periodischen Nachbilder Z. für Sinnesphysiologie 53, 79-107 (1922)
- 16.) Fröhlich, F.W.: Die Empfindungszeit Fischer Jena (1929)

- 17.) Granit, R.: Sensory mechanisms of the retina.
Oxford University Press, London, 1947, 412 pp
- 18.) Grind, W.A. van de, Grüsser, O.-J., Lunkenheimer, H.U.: Temporal transfer properties of the afferent visual system. Psychophysical, neurophysiological and theoretical investigations.
In: Handbook of Sensory Physiology, Vol VII/3A (ed. R. Jung), Springer: Heidelberg-New York, p. 431-473 (1973)
- 19.) Grüsser, O.J.: Rezeptorpotentiale einzelner retinaler Zapfen der Katzen. Naturwissenschaften 44, 522 (1957)
- 20.) Grüsser, O.-J. : Rezeptorabhängige Potentiale der Katzenretina und ihre Reaktionen auf Flimmerlicht. Pflüg. Arch. der gesam. Physiol. 271. 511-525 (1960)
- 21.) Grüsser, O.-J. und U. Grüsser-Cornehls: Periodische Aktivierungsphasen visueller Neurone nach kurzen Lichtreizen verschiedener Dauer. Pflüg. Arch. 275, 292-311 (1962)
- 22.) Grüsser, O.-J. and U. Grüsser-Cornehls: Neuronal mechanisms of visual movement perception and some psychophysical and behavioral aspects. In Handbook of Sensory Physiology. Vol. VII/3A (ed. R. Jung) Springer Verlag (Berlin, New York) 1973
- 23.) Grüsser, O.-J. und A. Grützner: Neurophysiologische Grundlagen der periodischen Nachbildphasen nach kurzen Lichtblitzen. v. Graefes Archiv f. Ophthalm. 160, 65-93 (1958)

- 24.) Grüsser, O.-J. und H. Kapp: Reaktionen einzelner Neurone auf Lichtblitze. II. Doppelblitze mit wechselndem Blitzintervall. Pflüg. Arch. ges. Physiol. 266, 111-129 (1958)
- 25.) Grüsser, O.-J. und Rabelo, C.: Reaktionen retinaler Neurone nach Lichtblitzen. I. Einzelblitze und Blitzreize wechselnder Frequenz. Pflüg. Arch. 265, 501-525 (1958)
- 26.) Hamaker, H.G.: Über Nachbilder nach momentaner Helligkeit. Z. Sinnesphysiol. 21, 1 - 44 (1899)
- 27.) Hartline, H.K.: The effects of spatial summation in the retina on the excitation of the fibers of the optic nerve, Am. J. Physiol. 130, 700-711 (1940)
- 28.) Helmholtz, H.: Physiologische Optik, 2. Aufl. Berlin 1896
- 29.) Hering, E.: Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. In Graefe-Saemischs Handbuch der gesamten Augenheilkunde Bd. 3 S. 1-294 (1905)
- 30.) Hubel, H.D.: A tungsten microelectrode for recording from single units. Science (N.Y.) 125, 549 - 550 (1957)
- 31.) Ikeda, H. and M.G. Wright: Receptive field organization of sustained and transient retinal ganglion cells which subserve different functional roles. J. Physiol. (London) 227, 769-800 (1972)

- 32.) Levick, W.R. and Y.L.Zacks: Responses of cat retinal ganglion cells to brief flashes of light. J. Physiol. (London) 206, 677-700 (1970)
- 33.) Mc Dougall, W.: The sensations excited by a single momentary stimulation of the eye. Brit. J. Psychol. I, 78 (1904)
- 34.) Purkinje, J.E.: 1819 Beiträge zur Kenntniss des Sehens in subjektiver Hinsicht; Prag 1819
- 35.) Purkinje, J.E.: Neue Beiträge zur Kenntniss des Sehens in subjektiver Hinsicht; Berlin 1825
- 36.) Schmidt und Creutzfeldt: Veränderungen von Spontanaktivität und Reizantwort retinaler und genikulärer Neurone der Katze bei fraktionierter Injektion von Pentobarbital-Na (Nembutal) Pflüg. Arch. 300, 129 - 147 (1968)
- 37.) Schmidt, R. and R.H. Steinberg: Rod-dependent intracellular responses to light recorded from the pigment epithelium of the cat retina. J. Physiol. (London) 217, 71-91 (1971)
- 38.) Steinberg, R.H.: Oscillatory activity in the optic tract of cat and light adaption. J. Neurophysiol. 29, 139-156 (1966)
- 39.) Steinberg, R.H.: Rod-cone interaction in S-potentials from the cat retina. Vision Res. 9, 1331-1344 (1969)
- 40.) Steinberg, R.H.: Identification of horizontal cells as S-potential-generators in the cat retina by intracellular dye injection. Vision Res. 10, 817-820, (1970)
- 41.) Wiesel, T.N.: Receptive fields of ganglion cells in the cat's retina. J. Physiol. (London) 153, 583-594 (1960)

Mein Dank gilt insbesondere meinem Doktorvater,
Herrn Prof. Dr. O.-J. Grüsser, und Herrn Dr. U.
Büttner, die mich bei allen Problemen in Zusammen-
hang mit der Arbeit unterstützten und ansporn-
ten sowie allen Mitarbeitern des Instituts, die
mir bei den Experimenten und den Ausarbeitungen
behilflich waren.

Lebenslauf

- Name: Eberhard Schwanz, geb. am 5. Januar 1942
in Celle als Sohn des Volksschullehrers
Albert Schwanz und seiner Ehefrau Frieda
Schwanz, geb. Lüters.
- 1948: Einschulung in der Volksschule Ehlershausen,
Tod des Vaters.
- 1952: Umzug nach Oker/Harz und Besuch des Gymnasiums
in Goslar.
- 1957: Rückkehr nach Ehlershausen, Besuch der Hermann-
Billung-Schule in Celle.
- 1959 - 1960 Austauschstipendium für die USA
- 1962: Abitur und Beginn des Medizinstudiums an der
Freien Universität Berlin.
- 1965: Beginn der Experimente zur Dissertation.
Medizinische Vorprüfung. Im Herbst Verhaftung
in Ost-Berlin wegen Fluchthilfe.
- 1969: Rückkehr aus dem Zuchthaus Brandenburg und Fort-
setzung des Medizinstudiums. Heirat.
- 1972: Medizinisches Staatsexamen. Während der Medizi-
nalassistentenzeit u.a. Arbeit in der neurophy-
siologischen Abteilung des Physiologischen In-
stituts.
- 1973: Überwechseln nach Bremen und seither in der Wei-
terbildung zum Nervenfacharzt.

